

Санкт-Петербургский Государственный университет

Биологический факультет

Кафедра прикладной экологии

Тютюнник Вера Валентиновна

**Индикаторные свойства
ракообразных рода *Daphnia* O.F.Mueller, 1785
при анализе природных вод**

Выпускная квалификационная работа магистра

(магистерская диссертация)

Работа выполнена на кафедре гидробиологии и ихтиологии

Научный руководитель:

И.А.Стогов, доцент, к.б.н., ст.преп. кафедры ихтиологии и гидробиологии

Санкт-Петербург

2018

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Обзор литературы	5
1.1. Краткий обзор исследования водоемов Северной Карелии	5
1.1.1 Наскальные ванны островов Кандалакшского залива Белого моря как особый тип арктических эфемерных водоемов	13
1.2. Химический состав вод Карелии и Северо-Запада России	15
1.3. Зоопланктон водоемов Северной Карелии и наскальных ванн островов Белого моря.	16
1.4. Популяционные характеристики ветвистоусых ракообразных рода <i>Daphnia</i> в водоемах разного типа	17
1.5. Использование ракообразных рода <i>Daphnia</i> O. F. Mueller, 1785 в системах биоиндикации и биотестирования	18
1.6. «Планктонный парадокс» и перекрывание экологических ниш симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных	19
1.7. Показатели качества воды: видовое разнообразие, функциональная структура	24
Глава 2. Материалы и методы	30
2.1. Место исследований	31
Глава 3. Результаты и обсуждение	33
3.1. Физико-химические характеристики наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря.	33
3.2. Зоопланктон наскальных ванн островов Белого моря	39
3.3. Популяционные характеристики аллопатрических и симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных рода <i>Daphnia</i> наскальных ваннах островов Кандалакшского залива Белого моря	44
3.4. Биологические показатели ракообразных рода <i>Daphnia</i> в градиенте ключевых физико-химических параметров	49
Заключение	53
Выводы:	54
Список литературы	55

Введение

Ветвистоусые ракообразные (*Cladocera*) – это группа микроскопических животных, обитающая преимущественно в континентальных водах (от пресных до гипергалинных) и населяющая практически все возможные типы водных объектов, от обычных водоемов (крупных или мелких) до весьма экзотических местообитаний, например, скоплений воды в дуплах деревьев или пазухах листьев тропических эпифитных растений. Кладоцеры часто доминируют в различных сообществах континентальных водоемов: планктоне, нейстоне, бентосе и сложных, разнообразных фитофильных ценозах (Dumont, Negrea, 2002; Forró et al., 2008).

Среди кладоцер наиболее известны представители рода *Daphnia* O.F.Müller, 1785 (*Cladocera: Anomopoda: Daphniidae*). Эти ракообразные широко распространены, нередко достигают больших величин обилия в пресных и солоноватых водоемах всех материков, включая Антарктиду, традиционно используются при биоиндикации и биотестировании. Представители этого рода – излюбленные модельные объекты современной экологии (Гиляров, 1987, 1990; Edmondson, 1987; Larsson, Dodson, 1993; Benzie, 2005; Lampert, 2011), физиологии (Pirowetal., 1999; Smirnov, 2013), водной токсикологии (Braudo, 1987; Sobra let al., 2001), генетики, эволюционной биологии (Hebert, 1987; Colbourneetal., 1997; Hebert, Taylor, 1997; Verdgilinoatal., 2009; Ebert, 2011; Colbourneatal., 2011) и многих других направлений современных биологических наук.

Эфемерные водоемы издавна привлекали пристальное внимание экологов, как биологические системы, находящиеся в экстремальных условиях существования. С 1990 года сотрудниками и студентами кафедры начаты комплексные многолетние исследования наскальных ванн островов Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря. Наскальные ванны - это компактные, обособленные пресноводные водоемы в понижениях рельефа, водное питание которых идет как за счет прямого выпадения атмосферных осадков на поверхность водоема, так и за счет диффузного стока с заболоченных водосборов. Ванны расположены на 2.5-17 м над уровнем моря и, видимо, не забрызгиваются даже в штормовую погоду. По классификации Е.Ф.Гурьяновой (Гурьянова, 1944) они могут быть отнесены к категории эфемерных водоемов с прерывистым круговоротом веществ. Эти водоемы крайне разнообразны по своим морфометрическим и физико-химическим характеристикам.

В последнее время остро встала проблема загрязнения окружающей среды. Континентальные водоемы подвержены мощному антропогенному воздействию. Вопрос прогнозирования результатов действия человека требует своего решения. Наскальные ванны могут послужить хорошим модельным объектом, так как их широкое распространение, большое количество ванн на относительно небольшой территории, короткие трофические цепи позволяют получить достоверные результаты за небольшой промежуток времени.

Цель настоящей работы: на примере наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря оценить встречаемость и биологические характеристики ракообразных рода *Daphnia* O.F.Müller, 1785 (*Cladocera*: *Anomopoda*: *Daphniidae*), традиционно используемых при биоиндикации и биотестировании качества воды, в градиенте ключевых физико-химических показателей природных вод.

Задачи:

1. Оценить основные физико-химические характеристики воды наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря;
2. Определить популяционные характеристики (средние величины обилия, размеры, плодовитость) аллопатрических и симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia*;
3. Оценить перекрывание экологических ниш симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* и приложимость гипотезы "компенсации плотностью" для биоты наскальных ванн;
4. Оценить биоиндикационные показатели различных видов рода *Daphnia* в градиенте физико-химических показателей воды наскальных ванн.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Краткий обзор исследования водоемов Северной Карелии

История развития гидробиологии в Карелии включает в себя несколько периодов, каждый из которых характеризуется определенными целями и методами исследований. При рассмотрении материалов о жизни в водоёмах, накопленных в каждом периоде, прослеживается зависимость или даже относительная обусловленность научных знаний последующих периодов от предыдущих, а также определённая самостоятельность каждого нового периода. Смена одного периода другим обуславливается переходом исследований на качественно новый уровень либо за счёт использования новых методических или организационных подходов, либо за счёт перехода к анализу более фундаментальных сторон протекающих в водоёмах биологических процессов, а чаще, того и другого вместе.

Первый период изучения водоёмов Карелии - период естественно-географических описаний - берет начало с академических экспедиций второй половины XVIII века. На водоёмах Карелии и прилежащих областей работали академики И.И.Лепёхин, Э.Лаксман, Н.Я.Озерецковский (Пименов, Эпштейн, 1958). Среди первых исследователей рассматриваемого региона обычно называют академика И.И.Лепёхина (Герд, 1965), который в 1772 году провёл детальное для того времени обследование не только прибрежных и островных районов западной части Белого моря, но и низовьев некоторых рек. В частности он писал о жемчужном промысле в низовьях реки Кереть (Таранович, 1934; Фрадкин, 1950).

Следует отметить работу Н.Я.Озерецковского (1812), в которой содержатся многочисленные описания отдельных участков Онежского и Ладожского озер и связанных с ними рек, а также рыбных промыслов. Многие из содержащихся в книге описаний не потеряли значения и в конце XX-го века (Кудерский, 1985). Завершается период работами К.Бергштрессера и В.Дашкова по описанию бывшей Олонецкой губернии, в которых наряду со сведениями по озёрам проводятся данные по ихтиофауне и рыболовству (Григорьев, Мельянцева, Александров, 1962; Григорьев, 1964). Таким образом, в первый период изучения водоёмов Карелии работы начинались при практически полном отсутствии научных сведений о населении водоёмов и сводились к максимально полному описанию природных явлений. Описания эти основывались на непосредственных наблюдениях и опросах населения. Специальное оборудование при работах на водоёмах почти не применялось.

Начало следующего периода относится к 40-м годам XIX века и определяется изменением целевых установок: главенствующими становятся фаунистические, флористические и рыбопромысловые исследования. С 1848 года начинаются индивидуальные работы отдельных русских и финских исследователей, накопление разрозненных сведений по отдельным фаунистическим комплексам. В XIX веке фауна Ладожского и Онежского озёр оставалась совершенно не изученной и вызывала большой интерес в связи с вопросом о возможности нахождения в них реликтовых форм ракообразных, что должно было подтвердить выдвинутую в 1862 году С.Ловеном (Loven, 1862) гипотезу о существовании пролива, соединявшего в июльское время Балтийское море с Белым. Именно этот вопрос и дал первый повод к исследованиям наших северных озёр.

В 1865 году профессор Санкт-Петербургского университета К.Ф.Кесслер, осветив сущность гипотезы Ловена, настоял на необходимости исследования северных озёр. В экспедициях на озера Онежское, Сандал, Укшезеро, Кончезеро, Путкозеро и другие водоёмы Олонецкого края был собран обширный материал по рыбам, по их питанию и паразитофауне, а также по различным группам беспозвоночных. Исследования К.Ф.Кесслера подтвердили нахождение реликтовых ракообразных в озерах Карелии, а также Онежском и Ладожском. Его работа "Материалы к познанию Онежского озера и Обонежского края преимущественно в зоологическом отношении" (1868) считается первым крупным вкладом в дело изучения северной гидрофауны. Проблему "Ловеновского пролива" в своих работах обсуждали и другие ученые (Кесслер, 1866; Яржинский, 1875; Поляков, 1886; Зограф, 1895).

На основании выполненных сборов в последние десятилетия прошлого столетия появляются статьи и монографии по отдельным группам водных организмов. Следует отметить, что начатое в 40-х годах XIX века изучение фауны, а затем и флоры северных водоёмов не прекратилось. Среди множества работ упомянем отдельные сводки: "Обзор гидробиологических исследований озёр Карелии" С.В.Герда (1946), "Флора озёр Карелии" В.Н.Чернова и Е.П.Черновой (1949), "Фауна озёр Карелии: Беспозвоночные" (1965). Здесь же отметим и работу Л.А.Кудерского "О происхождении реликтовой фауны в озёрах Северо-Запада европейской части СССР" (1971), который, наряду с другими, затрагивает вопрос, возникший во второй половине прошлого века.

Параллельно с фаунистическо-флористическими работами в течение второго периода неоднократно осуществлялось изучение рыб и рыболовства в водоёмах Карелии, в связи с чем упомянем труды Н.Я.Данилевского (1859; 1862; 1875), посвящённые Белому и Ледовитому морям, а также озёрам северо-запада России и Н.Н.Пушкарёва (1900) по

Онежскому озеру. Целевая установка рыбопромысловых исследований была сформулирована в следующем тезисе: "Определить рыбный запас и ежегодный улов в наших северных морях, реках, озёрах, а также влияние на тот и другой как естественных условий местности и климата, так и употребляемых способов лова" (Данилевский, 1862). Со второй половины XIX века при работе на водоёмах ученые стремились детально осветить видовой состав гидробионтов, а также рыболовство и состояние промысла.

Таким образом, уже тогда наметилось раздвоение на фундаментальные научные и промыслово-прикладные изыскания. Можно сказать, что становление гидробиологии как науки, помимо естественнонаучного интереса к исследованию биоты водоёмов, напрямую было связано с решением двух прикладных задач: оскуднения рыбных промыслов и ухудшения качества воды. Именно в этот период шло первоначальное накопление данных о биоте внутренних водоёмов, которое не закончилось и теперь.

Непроходящее внимание к фаунистическим исследованиям неслучайно: конкретные знания о видовом составе биоты служат исходной базой для изучения более глубоких уровней жизни.

Благодаря исследованиям первых двух периодов был накоплен материал по общелимнологической характеристике озёр, их флоре и фауне, промысловому использованию. Однако, это не были гидробиологические изыскания (например, Ламперт, 1900; Лебедев, 1903; Арнольд, 1908). Здесь нельзя не упомянуть мысль академика Л.А.Зенкевича (1951), что гидробиология начинается лишь там, где есть количественный учет биологических объектов и явлений в водоёмах.

С 1901 года наряду с продолжающимися работами отдельных зоологов всё большее место стали занимать комплексные экспедиции, изучающие Ладожское и Онежское озёра (санитарно-гидрологические экспедиции) и целые группы озёр (работы Олонецкой научной экспедиции). Здесь начинается третий период изучения водоемов северо-запада России.

Собственно гидробиологические работы на водоёмах рассматриваемого региона ведутся с 1905 - 1906 годов - с проведения на Ладоге санитарно-гидрологических изысканий в целях разрешения вопроса о снабжении города ладожской водой. На Ладожском озере впервые для водоёмов этого региона были осуществлены комплексные работы, включающие изучение гидрохимии, бактерио-, фито- и зоопланктона (Скориков, 1911). Из сборов по бентосу наиболее полной обработке (Lindholm, 1911) подверглись моллюски. Помимо качественного и описательного подхода, впервые для озёр Карелии в относительно широких масштабах были использованы также и количественные методы.

В 1913 году Олонецкое губернское земство анкетным путём проводило сбор сведений об озёрах и реках губернии. Сборник "Естественные и экономические условия рыболовного промысла Олонецкой губернии" (1915) является первым опытом кадастрирования озёр Карелии. Его данные охватывают 2733 озера и свыше 300 рек края. Наряду с краткими физико-географическими сведениями (глубина, грунт) был дан перечень рыб каждого, озера, затронут вопрос "сожителства различных рыб в озёрах".

Таким образом, накопленные с конца XVIII века и до 20-х годов XX века данные носили в целом отрывочный характер. В систематическом отношении изученными оказались далеко не все группы водных животных и растений. Наиболее прогрессивные количественные методы исследования применялись в крайне ограниченных масштабах, а собственно гидробиологические работы почти не проводились (Кудерский, 1985).

В 20-х годах началось комплексное изучение озёр Карелии. Основными этапами исследования водоёмов Карелии явились: работы Олонецкой научной экспедиции (ОНЭ), Бородинской биологической станции и создание Карельской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции (Карело-Финское Отделение ВНИОРХ).

Исследования ОНЭ (1919 - 1924) ставили цель всестороннего изучения края (геология, гидрология, ботаника, зоология, рыбопромысловые и экономические исследования). Всего работами экспедиции было затронуто 157 водоёмов (91 озеро, 19 ламб, 47 рек и ручьев). Особенной ценностью большинства работ ОНЭ был признан экологический анализ фауны, тесно увязанный с гидрологией водоёма. В экспедиции принимало участие большое количество специалистов, ее организатором и руководителем был Г.Ю.Верещагин (1921; 1924).

С 1927 года в с.Кончезере начала работу Бородинская биологическая станция Ленинградского общества естествоиспытателей. Бородинской станцией были начаты стационарные исследования Кончезера, Габозера, Пертозера, Ушкозера и других водоёмов этой группы. Проводились исследования по гидрохимии, фитопланктону, обрастаниям и гидробиологии рек, ихтиофауне озёр (Перфильев, 1927; Черновский, 1930; Веселов, 1977; "Озёра Карелии: пособие для краеведов и рыболовов", 1930).

В 1929 - 1932 годах на озёрах Карелии работала Онежская экспедиция Государственного гидрологического института. Гидробиологические работы охватили всю акваторию Онежского озера и его заливы (Александров, 1964; Правдин, 1932).

Открытое с 1931 года Карело-Финское отделение ВНИОРХ, ранее Карельская научно-исследовательская рыбохозяйственная станция (КНИРС), ставило в центре своих исследований Онежское озеро, как основной рыбопромысловый водоём Карелии. Кроме того, работами отделения был охвачен ряд рек и внутренних озёр Карелии. В 30-е годы

экспедиционные работы велись на реках Выг и Кемь. Был собран материал по питанию рыб Выгозера, ихтиологические исследования проводились на комплексной основе и сопровождалось сборами планктона и бентоса. Биологический материал был собран на озёрах Среднем и Нижнем Куйто (Слободчиков, 1933), на озере Верховском в устье реки Ковды и на Сямозере (Герд, 1946).

В начале 1933 года в Ленинградской лаборатории КНИРС была создана гидробиологическая группа, и биологические исследования были введены в план всех экспедиций. Уже в 1933 году 7 экспедиций работали с участием гидробиологов: Сямозерская, Сегозеро, Средне-Карельская - Вашозеро, Топ-ручей, Гимай-ламба, на Верхнем Куйто, по устьям рек беломорского побережья и стационарный Ковдинский ихтиологический пункт. Всеми экспедициями был собран материал по бентосу, планктону и питанию рыб. Биологические работы Карело-Финского отделения были поставлены на базе гидрологического изучения озёр и всегда тесно связывались с ихтиологическими исследованиями. Их конечным результатом явилась рыбохозяйственная оценка водоёма и определение его кормности для промысловых рыб, на основе учета биологической продуктивности озера и изучения питания рыб. Последнее велось методом биолого-экологического анализа, при котором через призму экологии пищевых компонентов выясняются основные черты распространения рыб в водоёме. Одновременно проводилось изучения элементов фауны, наиболее ценных с точки зрения биологической продуктивности озера (Герд, 1946). На основании этих исследований, а также материалов других учреждений была подготовлена и издана в 1959 году книга "Озёра Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство".

Крупным научным мероприятием явилась Комплексная Ладожская экспедиция Лаборатории озероведения Академии наук СССР (КЛЭ) проведённая в 1956 - 1962 годах (Попов и др., 1967). Работы КЛЭ проводили с использованием современных методов. Большой удельный вес в них приходился на изучение гидробиологии озера ("Биологические ресурсы Ладожского озера: Зоология", 1968; "Растительные ресурсы Ладожского озера", 1968).

Озёрам Карелии за этот период посвящены работы В.Г. Мельянцева и др. (1979), Б.М. Александрова и др. (1970), И.Ф. Правдина (1951; 1955), С.В. Герда (1949; 1951), М.В. Балагуровой (1963).

В 50-х годах проходят работы на малоисследованных озёрах Карелии (Гимальское, Ньюозеро, Тикшозеро, Энгозеро, Минкельское, Крошозеро) и многолетние работы на Сямозерской группе озёр ("Материалы по повышению рыбной продуктивности малых

озер Карелии", 1956; "Труды Сямозерской комплексной экспедиции", 1962; "Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования", 1977).

Подводя итог работам этого этапа, можно отметить, что именно в эти годы был накоплен основной объем разносторонних знаний о биологических явлениях в северных водоёмах, причем изучение озёр непрерывно расширялось. В гидробиологических и рыбохозяйственных исследованиях получили широкое применение различные количественные методы с использованием соответствующих приборов и оборудования. Работы на водоёмах Карелии выполнялись крупными коллективами и на комплексной основе. Методологической основой этих исследований служило представление о водоёме как о целостной системе. Поэтому при их проведении тесно увязывалось изучение абиотических и биотических факторов (Кудерский, 1985). Биологические исследования охватывали все основные звенья продукционного процесса. При гидробиологических работах обычно исходили из ценотических представлений и давали развернутую картину планктонных и бентосных ценозов. Большой объём работ был выполнен по изучению биологии и питанию рыб. Были разработаны схемы квалификации (типологии) озёр и даны комплексные лимнологические описания некоторых из них.

В начале 60-х годов сотрудниками Карельского отделения ГосНИОРХ (ранее ВНИОРХ) была обоснована необходимость перехода озёрного рыбного хозяйства на новую более высокую ступень - к выращиванию в озёрах товарной рыбы (Кудерский, 1963; 1964). Внимание научных коллективов было обращено на многочисленные малые озёра, знание биологии которых к этому периоду были довольно скромными. Результаты этих исследований были частично опубликованы в сборниках "Проблема использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоёмов Карелии" (1963), и "Рыбохозяйственные результаты удобрения малых лесных озёр северо-запада РСФСР" (1978). В целом эти гидробиологические материалы по малым озёрам ещё ждут специальной обработки (Кудерский, 1985).

В связи с новым направлением использования продукционного потенциала малых озёр возникла задача перехода на новый продукционный уровень в гидробиологических исследованиях. Соответствующие работы выполнялись в конце 60-х и в 70-х годах на малых озёрах Сямозерской группы и Ведлозерском водохранилище. Получены данные по первичной продукции, продукции зоопланктона, сведены биотические балансы, оценена трансформация вещества и энергии.

В 1968 - 1969 годы проведены фундаментальные продукционные исследования озёр Кривое и Круглое, определены количественные показатели развития и продукции бактерио-, фито- и зоопланктона, бентоса и на этой основе составлены биотические

балансы (Биологическая продуктивность северных озёр. 1 Озёра Кривое и Круглое, 1975; Винберг, 1975; 1976).

Анализируя литературу по гидробиологии озёр Карелии, вышедшую после 1960-го года, можно отметить, значительная её часть природоохранительного направления. Его возникновение обусловлено всё возрастающим антропогенным влиянием на водоёмы и водные экосистемы.

В 1964 - 1970 годах работала Комплексная экспедиция по изучению Онежского озера, его биологической структуры и биологических ресурсов, рационального использования рыбных ресурсов, охраны водоёма от антропогенных влияний (Растительный мир Онежского озера, 1971; Зоопланктон Онежского озера, 1972; Микробиология и первичная продукция Онежского озера, 1973; Онежское озеро как объект рыбохозяйственного использования, 1970; Литоральная зона Онежского озера, 1975).

Гидробиологические исследования Карельского филиала АН СССР после 1960 года в основном связаны с проблемами охраны водных ресурсов и гидробионтов. Они выполняются по всему циклу гидробиологических исследований преимущественно с санитарно-гидробиологическим уклоном на Онежском озере, Выг-озере, трассе Беломоро-Балтийского канала, озере Суоярви и других водоёмах. Примером результатов исследований может служить вышедшая в 1982 году книга "Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего".

Завершим обзор истории изучения водоёмов Карелии последними исследованиями малых озёр этого края. Некоторые из них стали объектами экспериментального известкования с целью улучшения гидрохимического режима и повышения биологической продуктивности (Герд, 1946; Мануйлова, 1949; Чернов, 1949; Харкевич, 1953). Заметим, что такие исследования проводились и на более крупных водоёмах (Герд, 1946; 1947; 1956; Поливанная, 1948), среди которых наиболее изученным является озеро Красное (Пуннусярви). Среди других исследований этого типа озёр следует отметить, работы М.Б.Ивановой (1963), И.В.Барановой (1959; 1962; 1969;) А.А.Салазкина (1965; 1968; 1971) и, особенно, И.Н.Андрониковой (1964; 1965; 1968; 1971; 1973; 1983;).

Малые озёра Северной Карелии и, особенно, Прибеломорской низменности, несмотря на исключительное обилие этих своеобразных по режиму гумифицированных водоёмов, практически изучены мало. В последнее десятилетие отмечается повышенный интерес к исследованию малых, в том числе и гумифицированных водоёмов как в России (Иванова, 1985; Лаврентьева, 1986; Горбунова, Стерлигов, 1986; Алексеев, Лаврентьева, 1988; Сб.научн.тр.ГосНИИ оз. и реч.хоз., 1985; 1986; 1988; Андроникова, 1989; Стогов,

1990), так и за рубежом (Stockiner, 1981; Ericsson, 1983; Jansson, 1984; Henrikson et al., 1984; Nyberg, 1984; Nilsson, 1985; Raddum et al., 1984; Arlova et al., 1986; Sandoy, Nilssen, 1987).

В настоящее время изучением флоры и фауны карельских континентальных водоёмов продолжают заниматься многие научные организации: Зоологический институт РАН (Лаборатория пресноводной и экспериментальной гидробиологии), Институт озероведения, ГосНИОРХ, а также кафедра ихтиологии и гидробиологии Санкт-Петербургского государственного университета. Коллективом кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ уже более 30-ти лет ведутся работы на малых озёрах побережья Белого моря.

Подводя итоги можно сделать следующий общий вывод. Исследования внутренних водоёмов Карелии на протяжении более чем двухсотлетнего периода шли по восходящей линии. Периоды сборов относительно однородных научных материалов закономерно сменяли один другой по мере перехода на новые уровни исследований. Накоплен большой и разносторонний материал, изучены многие явления биопродукционного процесса, что позволяет обоснованно планировать хозяйственное использование водных ресурсов и их биологического потенциала. Современные научные исследования не перечеркнули всё то ценное, что было создано учеными прошлых поколений, существует неразрывная связь многих поколений ученых - отражение закономерного хода развития естественно-научных знаний о жизни водоёмов.

Среди работ, посвященных исследованиям фауны крупных водоемов Карелии, испытывающих воздействие болотных вод, в первую очередь следует отметить работы С.В.Герда (1949, 1961). В статьях С.В.Герда указывается на обедненность ряда озер населением не только в видовом, но и в количественном отношении. Автор отмечает, что в целом фауна Карельских вод является обедненной, прежде всего в связи с низкой минерализацией и довольно высокой дистрофностью их вод. В одной из своих более поздних работ С.В.Герд (1961) дает общую оценку влияния болотных вод на флору и фауну озер, отмечая, что приток кислых болотных вод, богатых гуминовыми соединениями, оказывает неблагоприятное воздействие на биологический режим многих водоемов. Автор высказывает ряд предположений о возможных причинах угнетения жизни в этих водоемах. Это в первую очередь, понижение прозрачности воды в сильно гумифицированных водоемах, снижение активной реакции среды, ухудшение кислородного режима, и, пожалуй, определяющее низкую первичную продуктивность, связывание гуминовыми коллоидными комплексами биогенных веществ.

Сходных взглядов придерживаются другие исследователи водоемов Северо-Запада. О.Н.Гордеев (1961) отмечал бедность биоты гумифицированных озер. Причину этого он видел в неблагоприятном воздействии на фауну ряда абиотических факторов, главный из которых - кислые воды, поступающие в озера из окружающих болот и заболоченных массивов. Этому же мнению автор придерживался в других своих работах (1962, 1964).

Работы А.А.Салазкина (1968 а, 1968 б, 1970, 1976) посвящены исследованиям малых гумифицированных озер Карельского перешейка. По мнению автора глубина, характер грунта, температура воды, ее прозрачность, содержание кислорода, величина рН, степень гумификации, являются факторами среды, влияющими на биологический режим водоемов.

Таким образом, водоемы Карелии характеризуются невысокой прозрачностью воды, величина рН в них сдвинута в кислую сторону, содержание кислорода в воде (особенно в придонном слое) понижено. Все это отрицательно сказывается на развитии биоты.

1.1.1 Наскальные ванны островов Кандалакшского залива Белого моря как особый тип арктических эфемерных водоемов

Наскальные ванны это эфемерные водоемы. Под этим термином подразумевают непостоянные во времени и пространстве системы, то есть водоемы с прерывистым потоком веществ и энергии. В течение сезона можно наблюдать подъем и снижение уровня воды в наскальных ваннах, вплоть до полного пересыхания отдельных водоемов летом и полного промерзания в зимний период. Отмечено, что наличие и длительность пересыхания зависит не только от температуры воздуха и количества выпавших осадков, размера и глубины ванны, но и от характеров ландшафта и грунта (Полякова, 1998).

В результате многолетних комплексных исследований водоемов подобного типа показано, что исследуемые нами водоемы в целом отличаются от общепринятого определения эфемерности. Сотрудниками кафедры ихтиологии и гидробиологии доказано постоянство структуры биоты наскальных ванн. Различия в составе зоопланктона между годами незначительны, в основном за счет видов с единичной встречаемостью. На протяжении всего периода наблюдений структурные показатели биоты в отдельных ваннах не менялись, несмотря на постоянно изменяющиеся абиотические условия. Структуру биоты всех ванн составляют, в основном, эврибионтные виды.

Можно сказать, что это вполне устоявшееся во времени сообщество, которое приспособилось к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

Термический режим наскальных ванн довольно интересен. Максимальный прогрев обычно отмечается в конце июля – начале августа, когда температура воды превышает 240С (Примаков, 1998). Разница температур на поверхности воды и в придонном слое может достигать 5-100 С⁰ с учетом небольших глубин наскальных ванн. Температурную стратификацию объясняют окраской воды, расположением ванны, ее освещенностью. Цветность воды в ваннах измеряется от 75 до 700 градусов бихроматной имитационной шкалы, в среднем 310±43 градусов. Причем, по-видимому, высокая цветность воды характерна для ванн данного региона (Мовчан, Полякова, Стогов, 1999).

Типичным явлением для наскальных ванн, является понижение уровня воды в середине лета, вплоть до полного пересыхания отдельных водоемов. Отмечено, что наличие и длительность периода пересыхания зависит не только от температуры воздуха и количества осадков, размера и глубины ванны, но и от условий ландшафта и характера грунта (Полякова, 1998).

Наскальные ванны обладают уникальным естественным градиентом активной реакции среды: величины РН варьируют от 4,36 до 9,34. Проведенный ранее кластерный анализ позволил разделить исследованные водоемы по величинам РН на три группы: нейтрально-щелочные (7,1-8,1), олигоацидные (5,4-6,8), мезоацидные (4,4-5,0) (Мовчан, 1998).

Важную роль в биотических процессах играет аллохтонное органическое вещество, содержащее большое количество гуминовых соединений, на что указывают высокие величины окисляемости и желто-коричневая окраска воды. Из-за малых глубин и низких скоростей деструкции это не оказывает существенного влияния на газовый режим водоемов, но может снижать интенсивность бактериальных процессов, вследствие чего замедляется оборачиваемость биогенных веществ в толще воды (Примаков, 1998).

Наскальные ванны, представляющие собой компактные изолированные экосистемы, благодаря разнообразию морфометрических и физико-химических характеристик, ряду особенностей гидробиологического режима (короткие пищевые цепи, высокие скорости оборота вещества и энергии), являются исключительно удобными модельными объектами при ауто- и синэкологических исследованиях, удобными полигонами для экспериментального антропогенного воздействия. Наличие большого количества ванн на компактной территории упрощает получение репрезентативного материала для сравнительного анализа биоты этих своеобразных водоемов.

1.2. Химический состав вод Карелии и Северо-Запада России

Для Карелии характерен морской и переходный к континентальному климат, с прохладным летом, длинной, сравнительно теплой осенью, довольно мягкой зимой и поздней холодной весной (Каталог рек и озер Карелии, 2001).

Для региона свойственна крайняя неустойчивость природных явлений, их частые и быстрые изменения. Годовая продолжительность солнечного сияния составляет 1200 часов на побережье Баренцева моря, 1630 - 1570 часов на юге Кольского полуострова и 1670 часов на юге Карелии, увеличиваясь на побережье крупных озер (Онежского и Ладожского) до 1700 часов.

Гидрографическая сеть Карелии и ее Беломорского бассейна своеобразна. Ее формирование шло с одной стороны под влиянием ледника, с другой стороны под влиянием колебаний Балтийского кристаллического щита и более древних орографических изменений. Также следует отметить довольно большое количество осадков при низком испарении. Поскольку реки много раз меняли свое направление, отмечается большое количество старых русел, либо заполненных водой, либо образующих мелкие озера (Каталог рек и озер Карелии, 2001).

Водные системы принадлежат двум основным бассейнам - Северного Ледовитого и Атлантического океана. Общая протяженность рек примерно 300 тыс. км. Густота гидрографической сети составляет 0,6 км/км². Здесь преобладают водотоки длиной менее 10 км. Рек, имеющих длину более 100 км - всего 92, и более 300 км - 6. Большое количество озер является причиной сравнительно высокого процента озерности речных бассейнов (в среднем более 10%). Многие реки необходимо рассматривать как озерно-речные системы. Они состоят из коротких речных участков и чередующихся озер, причем у некоторых рек протяженность озер превышает длину речных участков. Продольный профиль рек представляет ступенчатый характер, являющий собой ряд порожистых участков с сосредоточенным падением, чередующихся с озерами, плесами и озеровидными расширениями. Порожистые участки мелководные, чаще неширокие, со скоростями течения около 2-3 м/сек., а иногда и более. Плесовые участки, часто переходящие в проточные озера, имеют большую глубину и ширину, скорость течения в межень примерно 0,1-0,15 м/сек.

В годовом ходе уровня воды четко выражены четыре фазы: весеннее половодье, летняя межень, осенне-зимний период и зимняя межень. Эти фазы наиболее четко выражены на реках с малой озерностью. Средняя многолетняя температура воды за самый теплый месяц (июль) составляет для рек северного побережья Кольского полуострова 12-

13°C (макс. 17-19°C), а для южного 16-17 °C (макс, чуть более 20 °C). В Карелии она колеблется от 16 до 21°C, при максимуме 25-28,6 °C (Каталог рек и озер Карелии, 2001) .

Химический состав вод исследованных рек формируется в условиях трудно растворимых коренных пород Балтийского кристаллического щита, хорошо промытых четвертичных отложений и высокой заболоченности территории. Поэтому воды на заболоченных водосборах характеризуются очень малой минерализацией, высокой окисляемостью и цветностью.

По своим природным показателям поверхностные воды данного региона чаще всего носят олиготрофный характер. Содержание всех форм соединений азота в речных водах невысоко и не имеет заметного значения. Содержание фосфатов варьирует от 0,005 до 0,14 мг/л в реках Приладожья, от 0,002 до 0,04 мг/л в реках Карелии и от 0 до 0,097 мг/л в реках финской Лапландии и Кольского полуострова. Содержание органического вещества в поверхностных водах региона характеризуется заметными колебаниями - от очень низкого в ультраолигогумозных (окисляемость перманганатная менее 3 мг O₂/л) до очень высокого в полигумозных (окисляемость перманганатная более 30 мг O₂/л). Величины перманганатной окисляемости варьируют от 2 до 20 мг O₂/л, бихроматной - от 6 до 65 мг O₂/л в среднем по региону. Содержание тяжелых металлов в водах рек исследованной территории не высоко (Каталог рек и озер Карелии, 2001).

Нижнее течение притоков Белого моря находится под влиянием приливно-отливных явлений, средняя амплитуда которых составляет около 2 м. По характеру питания реки принадлежат к смешанному типу, получают до 75% воды за счет талых, снеговых, дождевых, а также болотных и грунтовых вод.

1.3 Зоопланктон водоемов Северной Карелии и наскальных ванн островов Белого моря

Разнообразие экологических условий обусловило относительное богатство фауны планктонных беспозвоночных, в ее составе присутствуют эврибионты, озерные, болотные и зарослево-прибрежные виды (Мануйлова, 1964; Кутикова, 1975; Иванова, 1975).

Наибольшее видовое разнообразие зоопланктона характерно для рек, имеющих в составе речных бассейнов озера. Значительная часть зоопланктона таких рек формируется за счет ракообразных и коловраток поступающих из истоковых и русловых озер. Среди обитателей зарослевого прибрежья: коловратки и ракообразные, доминируют чаще в реках с меньшим влиянием озер и на речных участках, удаленных от озер. Вследствие

значительной заболоченности речных бассейнов в планктоне рек присутствуют (до 40% от общего состава зоопланктона) обитатели болотных вод (Герд, 1946).

Основу численности и биомассы зоопланктона в большинстве притоков Белого моря создают ракообразные, главным образом, ветвистоусые (*Bosmina*, *Daphnia*, *Holopedium*, *Polyphemus*). Широкое распространение кладоцер обусловлено их способностью к партеногенетическому размножению и краткому периоду индивидуального развития (Мануйлова, 1964).

Сезонная динамика планктонных беспозвоночных типична для подобных водоемов – каловратки обычно преобладают в начале и в конце вегетационного сезона, с середины июня до конца августа обычно доминируют ветвистоусые ракообразные. Пик численности и разнообразия всего зоопланктона обычно приходится на начало- середину июня. Подобная картина сезонной динамики хорошо согласуется с литературными данными и типична для водоемов Северо-Запада России (Иванова, 1975; 1985; Стогов, 1990). Следует отметить, что планктонная фауна в основном представлена видами, имеющими космополитическое, палеарктическое и голарктическое распространение.

1.4. Популяционные характеристики ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* в водоемах разного типа

Род *Daphnia* имеет распространение по всему миру (включая Антарктиду, где в реликтовых солёных озёрах оазиса Вестфолль (*Vestfold Hills*) была обнаружена *Daphnia studei*, ранее относимая к роду *Daphniopsis*). В начале 20 века преобладало мнение о космополитном распространении большинства видов, однако позже выяснилось, что фауны разных континентов значительно различаются. Несмотря на это некоторые виды имеют очень широкие ареалы и распространены на нескольких материках. Наименьшее число видов характерно для экваториальных районов, где дафнии редки. Наиболее разнообразна фауна умеренных широт и субтропиков. В последние несколько десятилетий ареалы многих видов изменились из-за их расселения человеком. Так, в Европу (Англию) был вселен вид из Нового Света *D. ambigua*. Во многих водохранилищах юга США стала обычной *D. lumholtzi*, которая ранее встречалась только в Старом Свете.

В прудах и лужах средней полосы России часто встречаются (а также наиболее популярны среди аквариумистов) следующие рачки рода *Daphnia*:

D. magna, самец — до 2 мм, самка — до 6 мм, новорожденные — 0,7 мм. Пометы через 12—14 суток. В кладке до 80 яиц (обычно 20—30). Созревают в течение 10—14 суток. Продолжительность жизни — до 3-х месяцев.

D. pulex, самец — 1—2 мм, самка — до 3—4 мм. Пометы через 3—5 суток. В кладке до 25 яиц (обычно 10—12). Живут 25—46 суток.

В озёрах умеренной зоны Евразии часто встречаются *D. Cristata*, *D. galeata*, *D. cucullata* и ещё несколько других видов.

1.5. Использование ракообразных рода *Daphnia* O. F. Mueller, 1785 в системах биоиндикации и биотестирования

Биотесты с использованием ветвистоусых рачков в качестве тест-объектов чаще всего используются рачки *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia dubia*, *Daphnia longispina* и др. Оценку токсичности воды производят по изменению определенного набора таких форм поведения как: скручивание, кувыркание, равномерное распределение в заданном объеме или физиологического состояния (изменение сердцебиения, дыхательных ритмов, окраски тела, абортации зародышей и яиц, плодовитости и выживаемости либо двигательной активности). О токсичности воды судят по достоверному изменению в сравнении с контролем одного регистрируемого параметра. Биотесты с дафниями рекомендуется применять для контроля сточных вод и выявления потенциально опасных источников загрязнения водных объектов поллютантами. В настоящее время тесты с дафниями наиболее распространены, что обусловлено простотой их культивирования.

В странах ЕС принят стандарт на биотестирование сточных вод и определение токсичности отдельных химических соединений с помощью *D. magna*. По существу этот метод сводится к установлению ЛС₅₀ (24 и 48 ч) тестируемого вещества для данного вида дафний. Методы с использованием дафний позволяют сравнить токсичность вод и водных вытяжек, содержащих разнообразные загрязнители, однако в связи с разведением в разных лабораториях неодинаковых клонов дафний, они допускают значительный разброс в результатах, достигающий 35% и более. Таким образом, несмотря на целый ряд достоинств, биотесты с дафниями не должны претендовать на унифицированность и универсальность. Желательно их использование в комплексе с другими гидрохимическими и биологическими методами.

В международном стандарте на биотесты с дафниями особо оговаривается применимость результатов только в отношении *D. magna*. Воду для культивирования рачков отбирают из чистых водоемов или используют отстоянную водопроводную воду, дехлорированную путем аэрации в течение от 7 до 10 дней. В качестве корма используют сухие хлебопекарные дрожжи ил протококковые зеленые водоросли (хлорелла).

Маточные культуры дафний содержат в цельностеклянных аквариумах с плотностью посадки 20 – 30 дафний на 1 л воды. В аквариумах вода обновляется на половину один раз в 7 – 10 дней. Для экспериментов выращивают синхронизированную культуру рачков от одной особи. При этом дафнии одновозрастные, генетически однородные, развиваются одновременно, что позволяет максимально исключить погрешность в результатах. С этой целью половозрелых дафний размещают по одной в стаканчики со 100 мл воды. У наиболее плодовитой самки отбирают молодь одного помета (30 – 40 особей) и помещают в 2-литровый аквариум. В опыте используют однопометную молодь второго поколения.

В кратковременных опытах основной показатель токсичности – выживаемость рачков. Время гибели рачков отмечают по наступлению неподвижности (иммобилизации): дафнии лежат на дне стакана, отсутствуют плавательные движения и не возобновляются при легком покачивании стаканчика или прикосновении струй воды. В качестве дополнительных показателей в остром опыте можно учитывать изменение окраски тела, кишечника, жирового тела и поведенческие реакции. В хронических опытах регистрируют плодовитость, выживаемость, рост (размеры, линьку) в ряду поколений. При наблюдении за размножением рачков учитывается время наступления половозрелости, регистрируемое по моменту откладки яиц в выводковую камеру (дни); время первого помета с учетом выхода молоди из выводковой камеры (дни); число пометов, подсчитываемое по частоте вымета молоди.

1.6. «Планктонный парадокс» и перекрывание экологических ниш симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных

Американский эколог и лимнолог Дж. Э. Хатчинсон в одном из номеров “American Naturalist” определил парадоксальную ситуацию, которая складывается в зоопланктонных сообществах, которая противоречит принципу конкурентного исключения. Согласно этому принципу, количество устойчиво сосуществующих видов не может превышать числа факторов, которые бы ограничивали рост их популяций. Но в поверхностном слое водной толщи озер, где хватает тепла и света, нередко живут вместе десятки видов цианобактерий и водорослей, конкурирующих за крайне ограниченный набор ресурсов — элементы минерального питания и свет. Как известно, в поверхностном слое вода активно перемешивается, поэтому живущие в нем организмы разных видов не могут разместиться в пространстве, заняв разные глубины или зоны, как это часто бывает в толще воды, если она неподвижна и хорошо стратифицирована.

Принцип Вольтерры—Гаузе - принцип конкурентного исключения, нарушаемый “планктонным парадоксом”. Он вытекает из математических моделей, предложенных еще вначале прошлого века итальянским математиком В. Вольтеррой, и из экспериментов, проведенных в начале 30-х годов нашим соотечественником — Г. Ф. Гаузе. В опытах Гаузе инфузории *Paramecium aurelia* и *P. caudatum*, получавшие одну и ту же пищу — бактерий, добавляемых ежедневно из чистой культуры, — не могли сосуществовать устойчиво: второй вид вытеснялся первым, хотя каждый успешно жил в тех же условиях при раздельном содержании. Графики, отображающие результаты этих опытов, теперь приводятся в школьных учебниках, но авторы, как правило, не объясняют механизм самого вытеснения. В данном же случае он просто сводился к различиям в скоростях, с которыми размножались инфузории, компенсируя периодическое прореживание культур. Гаузе ежедневно сливал часть питательной среды вместе с инфузориями, содержащимися в ней, и добавлял свежую среду (без инфузорий), имитируя тем самым проточную культуру, в которой всегда часть популяции удаляется со средой, а удерживаются те организмы, которые, быстро размножаясь, способны противостоять такому удалению.

Гаузе связал с конкуренцией представление об экологической нише — месте, занимаемом тем или иным видом в системе трофических связей, и сформулировал правило, согласно которому, два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать. Именно в этой формулировке принцип конкурентного исключения и получил широкую известность среди биологов. Однако в дальнейшем понятие экологической ниши стали толковать по-разному, а по поводу самого принципа нередко высказывают крайне противоречивые суждения. Некоторые авторы (стоит сказать, не без основания) считали закон Гаузе положением, которое никогда нельзя опровергнуть, и, следовательно, оно не может значиться строгой научной гипотезой. Ведь если виды сосуществуют, то всегда можно говорить о том, что они занимают разные ниши, поскольку какие-то различия найдутся даже между очень близкими видами. А если один вид вытесняет другой, это можно рассматривать как подтверждение справедливости принципа.

Правда, наиболее проницательные исследователи (в том числе Хатчинсон) связывали принцип Гаузе—Вольтерры прежде всего с факторами, лимитирующими рост численности конкурирующих популяций. Формулировка самого принципа конкурентного исключения также постепенно оттачивалась. В 80-х годах его выражали уже следующим образом: число видов, неограниченно долго сосуществующих в гомогенном местообитании с постоянными (равновесными) численностями, не может быть больше, чем число зависящих от плотности факторов, ограничивающих рост их популяций.

Уточнение, касающееся равновесных численностей важно, чтобы не рассматривать ситуации, когда еще не закончилось вытеснение одного вида другим. Под факторами же, “зависящими от плотности”, понимались такие, удельное (т.е. в расчете на одну особь) влияние которых усиливается при возрастании плотности популяции. Таким фактором может быть, например, воздействие хищников, и тогда, согласно принципу Гаузе—Вольтерры, число сосуществующих конкурентов не может быть больше количества специализированных хищников, каждый из которых контролирует рост численности одного вида жертв. Все же гораздо чаще сказывается нехватка пищевых ресурсов, скажем, минеральных элементов (азота, фосфора, кремния и т.п.).

Что касается цианобактерий и планктонных водорослей, то при малом числе конкурирующих видов каждый из них может быть ограничен сильнее каким-то одним минеральным элементом, и тогда не выглядит парадоксальным сосуществование видов. Однако, если таких видов с десятков, ресурсов, по которым они могли бы “разойтись”, явно не хватит, и объяснять парадокс придется как-то иначе.

Недавно к проблеме поддержания разнообразия бактерий, конкурирующих за один и тот же субстрат (пищу), с совершенно другой стороны подошел Т. Чарань из исследовательской группы по теоретической биологии при Венгерской академии наук и его коллеги из Нидерландов — Р. Хукстра и Л. Паги. Предложенная ими математическая модель основывается на хорошо известной способности некоторых штаммов бактерий (“штаммов-убийц”) вырабатывать токсические вещества, угнетающие рост других штаммов (антибиотики, образуемые некоторыми грибами, так же относятся к подобным веществам). Однако при этом “убийцам” требуются материальные и энергетические затраты как на выработку средств собственной защиты от ядов, так и на синтез самих токсинов. В результате скорость роста популяции такого штамма оказывается существенно ниже обычного чувствительного.

“Штамму-убийце” противостоять можно только приобретя в ходе эволюции устойчивость к данному токсину. Но за это также приходится расплачиваться определенными ресурсами и соответственно — снижением скорости размножения. Поэтому резистентный штамм уступает по скорости роста чувствительному, хотя и превосходит “штамм-убийцу” — ведь, в отличие от последнего, он ничего не тратит на выработку токсина. Таким образом, из трех штаммов (“убийцы”, резистентного и чувствительного) максимальная скорость популяционного роста оказывается у чувствительного, а минимальная — у “убийцы”.

Модель была построена по принципу клеточных автоматов, заполняющих решетку (180 x 180 ячеек) на замкнутой тороидальной поверхности. Каждая ячейка занята колонией только одного штамма, а распространиться в соседние ячейки он может лишь за счет выработки токсина, к которому у соседей нет резистентности, или если ячейка занята устойчивым штаммом с более низкой скоростью роста. Авторы допускают, что в результате мутаций появляются “штаммы-убийцы”, вырабатывающие до 14 различных ядов, а также штаммы, резистентные и чувствительные по отношению к каждому токсину.

В одном варианте модели вначале не было “штаммов-убийц”, они появлялись постепенно, как и штаммы, резистентные к их токсинам. В результате возникало то, что авторы называли замороженным состоянием системы: сложная пространственная структура — мозаика из разных штаммов. Располагались они так, что соседи крепко-накрепко “запирали” друг друга, не позволяя изменять конфигурацию всей системы.

В другом варианте модели каждый штамм уже изначально обладал несколькими токсинами и несколькими генами устойчивости. Мутации же приводили к становлению квазиравновесного состояния системы, которое, будучи динамичным, допускало все же длительное сосуществование очень большого числа разных штаммов.

Таким образом, модель показывает, что сосуществование нескольких видов, конкурирующих за один и тот же ресурс, теоретически возможно только за счет выработки конкурентами средств нападения, средств защиты и неизбежной “расплаты” (скоростью размножения) за приобретенные свойства.

Чрезвычайно важно, что в смоделированной Чаранем и его коллегами системе все события разворачиваются на некой твердой поверхности, которая в ходе конкуренции может одними штаммами “отвоевываться” у других. Экспериментальное доказательство подобного захвата территории было получено 20 лет назад. В то время Л.Чао и Б.Левин исследовали взаимоотношение двух штаммов *Escherichiacoli* — колициногенного (т.е. производящего антибактериальный токсин колицин) и обычного, чувствительного к колицину. Когда оба штамма выращивали в перемешиваемой жидкой среде, второй выходил победителем в конкуренции: хотя и нес потери в численности, они с лихвой окупались за счет более быстрого размножения. Успех на долю колициногенного конкурента выпадал только при его очень высокой начальной концентрации. Но когда оба штамма жили на поверхности агаровой среды, колициногенный выигрывал соперничество в большинстве случаев: он сдерживал рост чувствительных бактерий по всему периметру колонии, а сам разрастался на освободившемся от них питательном субстрате.

Конкуренция не столько за сами ресурсы питания, сколько за пространство, на котором они располагаются (попросту говоря — за место под солнцем), чрезвычайно

распространена среди растений. И здесь противоречие с принципом Вольтерры—Гаузе неотвратимо, поскольку на небольшой территории бок о бок могут расти многие виды, ограниченные в своем развитии крайне скудным набором ресурсов. Например, во влажном тропическом лесу на площади в 1 га бывает до 100—150 видов деревьев, и всем им нужен свет, влага и несколько элементов минерального питания (азот, фосфор, калий и некоторые другие). По отношению к таким сообществам, да и другим, образованным организмами, которые прикреплены к субстрату, но имеют подвижные стадии расселения (семена, споры, планктонные личинки и т.п.), сейчас успешно используются так называемые лотерейные модели.

Суть их в том, что заселяемое пространство (например, участок земли, занятый лесом) рассматривается как совокупность конечного числа занятых или свободных мест. Если дерево погибает, на освободившееся место могут попасть семена того же вида или любого другого из данного леса, причем вероятность попадания и успешного прорастания семян определяется чисто случайно — как в лотерее. Таким образом, система всего сообщества сохраняет стабильность, но в разных участках занимаемого им пространства все время происходят непредсказуемые замены одних видов другими.

Модель предсказывает, что успех сосуществования разных многолетних видов зависит от соотношения средней продолжительности их жизни и среднего числа ежегодно образуемых семян. Если принять, что оба эти показателя связаны гиперболической зависимостью (чем больше продолжительность жизни, тем меньше семян образуется за год), то сосуществовать могут виды, которые образуют за жизнь одинаковое число семян. Такие виды очень сходны по своим требованиям к окружающей среде и именно в силу этой одинаковости не способны вытеснить друг друга, хотя и могут с равной вероятностью поселиться на освободившемся месте. А если виды в сообществе отличаются семенной продукцией? Тогда те из них, у кого она сильнее отклоняется от средней величины, имеют больше шансов выпасть из сообщества.

Итак, условие длительного сосуществования конкурирующих видов — не различие их ниш (как это обычно утверждается в учебниках экологии), а сходство. Естественный отбор может, следовательно, работать не на увеличение различий между экологическими нишами (их дивергенцию), а наоборот — на возрастание их сходства, т.е. на конвергенцию. Логика лотерейных моделей, соответствующая такой точке зрения, по сути дела исходит из конкуренции за пространство как условия доступа к основным ресурсам. Правда, в моделях рассматриваются только закрепленные на субстрате организмы. Но отбор, направленный на достижение сходными видами одних и тех же целей (например, на повышение эффективности потребления элементов минерального питания), может

способствовать и конвергенции экологических ниш планктонных организмов, взвешенных в водной толще.

Автор данной заметки высказывал эти соображения еще 20 лет назад, когда изучал два близких вида дафний (*Daphnia cucullata* и *D. galeata*), живущих в одном озере. Оказалось что их сезонная динамика плодовитости и численности практически идентична, а значит, контролируется одними и теми же факторами. Принцип Вольтерра—Гаузе при этом, строго говоря, не нарушается, поскольку в перспективе остается возможность вытеснения одного вида другим. Но если виды очень похожи по своим жизненным требованиям, сосуществование может длиться очень долго, а случайные изменения в среде (неизбежный “шум”) способны повлиять на исход конкуренции в ту или иную сторону и сделать его практически непредсказуемым. В настоящее время сосуществование видов в одной экологической нише привлекает все больше внимания исследователей, в этой связи следует отметить работы специалистов МГУ им. М.В.Ломоносова, и, прежде всего, д.б.н. А.М.Гилярова.

1.7. Показатели качества воды: видовое разнообразие, функциональная структура

Для оценки качества природных вод существуют различные индексы и показатели. В одном случае это может быть видовое богатство или число видов в определенных таксономических группах, такие структурные показатели сообществ как таксономическая и возрастная структура, выделение групп по типу питания, в другом случае биотические индексы (Израэль, Гасилина, 1981; Семенченко, 2004).

В системах мониторинга природных вод стран Евросоюза, используется различные индексы, один из них - видовое богатство. Очень сложно определить ценность видового богатства биоты в целом. Из-за этого, часто проводится оценка ВБ для систематических групп и обособленных сообществ.

Немецкие специалисты Кольквиц и Марссон, в начале 20 века, создали первую систему показательных организмов для определения ценности сапробности природных вод, которая в последующем стала основой многих дальнейших систем гидробиологического анализа. Сначала под сапробностью (от греческого «сапрос» – гниение) представлялась годность организмов развиваться при большей или меньшей концентрации в воде хозяйственно-бытовых сточных и фекальных вод - органических загрязнений. После этого, было определено, что сапробность живого организма является как его необходимостью в органическом питании, так и устойчивостью по отношению к токсичным продуктам распада и недостатку O_2 в загрязненных органическими

веществами природных водах (Макрушин, Кутикова, 1976; Руководство по методам гидробиологического анализа..., 1983).

Три группы видов – индикаторов были выделены Кольквицем и Марссоном в ряду организмов. Первый, «олигосапробы – мезосапробы (бета - и альфа-) – полисапробы», в этом ряду возрастает отличительная стойкость к загрязнениям и таким их последствиям, как недостаток O_2 , неспецифическое умение находиться в равновесии, при резко изменяющихся и отличных условиях окружающей среды.

Полисапробная зона – это зона с большим количеством органических веществ, способных к быстрому распаду и продуктов их бескислородного распада, а также повышенным количеством белковых соединений. Свободный O_2 почти полностью отсутствует, из-за чего биохимические процессы имеют восстановительный характер. Такие вещества, как сероводород, углекислота, метан, аммиак. Основу населения составляют сапрофитные бактерии, численность которых достигает многих сотен миллионов клеток в 1 мл воды. Число видов, обитающих в полисапробных водах, невелико, но развиваются они в огромных количествах.

В этих водах интенсивно протекают процессы редукции и распада с образованием сернистого железа и сероводорода в донных отложениях. Население полисапробных вод, как правило, характеризуется малым видовым разнообразием, при этом отдельные виды могут достигать большой численности. Здесь особенно распространены бесцветные жгутиконосцы и бактерии. Аэрофильные микроорганизмы полностью отсутствуют.

α -мезосапробные воды характеризуются энергичным самоочищением, в котором принимают участие и окислительные процессы за счет кислорода, выделяемого высшими водными растениями и водорослями при фотосинтезе. Среди последних наиболее распространены сине-зеленые и зеленые водоросли. Большой численности (миллионы в 1 куб.см) достигают водные грибы и бактерии. В этих водах могут обитать нетребовательные к кислороду виды рыб (вьюн, карась и некоторые другие).

В β -мезосапробных водах процессы самоочищения протекают менее интенсивно, чем в α -мезосапробных. Здесь преобладают окислительные процессы, нередко даже наблюдается перенасыщение воды кислородом, преобладают такие продукты минерализации белка, как аммонийные соединения, нитриты и нитраты. В этих водах разнообразно представлены животные и растительные организмы, среди водорослей преобладают диатомовые, зеленые и сине-зеленые водоросли. Число бактерий в 1 куб.см воды, как правило, не превышает сотен тысяч. Многие гидробионты находят здесь оптимальные условия для своего роста и развития.

Олигосапробные воды представляют собой практически чистые воды, содержащие малые количества органических веществ.

Система оценки сапробности Кольвина и Марссона получила свое дальнейшее развитие в работах Пантле и Букка (Pantle and Buck, 1955) и Сладечека (Sladecsek, 1969). Метод, предложенный Пантле и Букком и развитый в дальнейшем Сладечеком, носит полуколичественный характер и учитывает относительную (балльную) частоту встречаемости гидробионтов-индикаторов h и их индивидуальную сапробную валентность s . Обе эти величины (h и s) входят в формулу [1] для оценки индекса сапробности S :

$$S = \sum sh / \sum h \quad [1]$$

Полученную величину индекса сапробности сравнивают с общепринятой шкалой и оценивают класс качества вод:

- олигосапробная зона – 0,50-1,50 (чистые воды);
- β -мезосапробная зона – 1,51-2,50 (воды умеренного загрязнения);
- α -мезосапробная зона – 2,51-3,50 (сильно загрязненные воды);
- полисапробная зона – 3,51-4,50 (очень сильно загрязненные воды).

По Пантле и Букку индекс сапробности видов у олигосапробов равен 1, у β -мезосапробов – 2, у α -мезосапробов – 3 и у полисапробов – 4. По Сладечеку эти значения индекса сохраняются лишь у тех видов, которые встречаются только в одной зоне загрязнения. Для большинства же видов, обычных в двух или большем числе смежных зон, величины индекса изменяются на десятые, а иногда на сотые доли единицы (например, сапробная валентность коловраток *Asplanchna priodonta* равен 1,55). Если вид встречается кроме основной для него зоны и в более загрязненной зоне, то значение индекса увеличивается. У форм, встречающихся кроме основной в менее загрязненной зоне, значение индекса соответственно уменьшается.

В настоящее время, когда большинство водоемов испытывает антрополическое воздействие, необходимо разграничивать понятия “эвтрофирование” и “загрязнение” (Алимов, 1989). Загрязнение - превышение уровня физических, химических или биологических агентов сверх наблюдавшейся нормы. В результате, как правило, происходит снижение биологической продуктивности гидробионтов (исключение - тепловое загрязнение). Эвтрофирование - процесс увеличения первичной продуктивности водоема, зарастания прибрежных мелководий водной растительностью и ухудшения

качества воды в результате обогащения воды биогенными элементами (фосфором и азотом прежде всего). При эвтрофировании, в отличие от загрязнения, происходит полная минерализация органического вещества, синтезируется эквивалентное количество первичной продукции.

Если в аллохтонном (приносимом с водосборного бассейна) органическом веществе содержится недостаток фосфора и азота по отношению к углероду, то при минерализации образуется меньше первичной продукции и выделяющегося кислорода не хватает для окисления поступающего органического вещества - это сапробное загрязнение. Если соотношение C: N: P соответствует норме - это естественное эвтрофирование, если наблюдается избыток биогенов - антропогенное эвтрофирование, которое обычно характеризуется гораздо большей скоростью процесса (Алимов, 1989).

Наиболее удобным, информативным и надежным биоиндикатором состояния водной среды и ее антропогенных изменений является зообентос. Продолжительность жизненных циклов организмов зообентоса (бентонтов), по сравнению с планктонными организмами, существенно выше. Кроме того, донные беспозвоночные, в основном, ведут оседлый образ жизни, поэтому состояние зообентоса четко характеризует не только экологическое состояние водоема или водотока в целом, но и конкретных его участков. Таким образом, из всех сообществ гидробионтов, именно зообентос наиболее стабилен в пространстве и времени, и его характеристики преимущественно определяются общим состоянием среды, основным направлением сукцессии экосистемы (Долгов, Никитинский, 1927; Hooper, 1969; Fontoura, 1984; Dauvin, 1993; Petersen, 1994).

Наиболее часто при биоиндикации используются беспозвоночные макробентоса, т.к. они наиболее доступны учету и подробно изучены. Кроме того, основу пресноводного макрозообентоса чаще всего составляют личинки насекомых, которые, по сравнению с другими гидробионтами, отличаются повышенной чувствительностью к токсическим воздействиям и другим изменениям среды (Mayer, Eilersieck, 1986; Durrin, Palonni, Donazollo, 1988; Schulz, Liess, 1995).

Зоопланктон успешно используют в различных методах оценки качества воды и, особенно, при выработке экспресс методов. В тоже время существует мнение, что зоопланктон в меньшей степени удобен для оценки качества вод, так как в водотоках он проносится течением, не образуя достаточно устойчивых по составу сообществ, характерных для данного участка реки (Иванова, 1976). Тем не менее, использование зоопланктона как индикатора загрязнения в озерах и участках рек со слабым течением нередко дает положительные результаты.

Среди биологических методов анализа поверхностных вод сапробиологический анализ занимает одно из главных мест. Прогрессирующее загрязнение водной среды уже в прошлом веке натолкнуло ученых на мысль сравнить растительный и животный мир загрязненных и не загрязненных водоемов (Рис. 1).

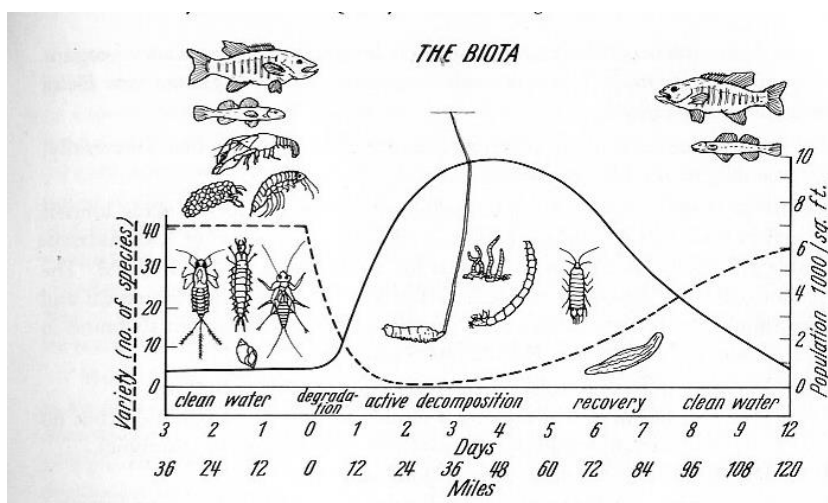


Рис. 1. Изменение биоты в условиях загрязнения водотока (Bartsch&Ingram, 1959, с изменениями В.Сладечека (Sladeczek, 1973).

Ухудшение качества воды многих водоемов и водотоков поставило перед исследователями задачу разработки систем оценки степени загрязнения по биологическим показателям.

Таблица № 1 - Использование ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* в системе оценки сапробности по В.Сладечку (Sladeczek, 1973).

<i>Daphnia (Ctenodaphnia) atkinsoni</i>							
BAIRD	α-β	+	+				1,5
<i>Daphnia (C.) magna</i> STRAUSS	α-β			6	4	3	3,4
<i>Daphnia (C.) similis</i> CLAUS	α-β	+	+				1,5
<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> SARS	β-α	+	4	5	1	2	1,75
<i>Daphnia cucullata m. berolinensis</i>							
SCHOEDLER	β-α	+	4	6		3	1,6
<i>Daphnia cucullata m. hermani</i> DADAY	β-α	+	3	7		4	1,7
<i>Daphnia cucullata m. kahlbergensis</i>							
SCHROEDER	β-α	+	4	5	1	2	1,75
<i>Daphnia (D.) curvirostris</i> (EYLMAN)	β			7	3	4	2,3
<i>Daphnia (D.) longispina</i> O.F.M., sensu							
WAGLER	β	1	2	4	3	1	2,05
<i>Daphnia (D.) longispina m. longispina</i>							
O.F. MÜLLER	β		1	8	1	4	2,0
<i>Daphnia (D.) longispina m. rosea</i>							
(SARS) RICHARD	α	2	8			4	0,8
<i>Daphnia (D.) longispina m. caudata</i>							
SARS	α	2	8			4	0,8
<i>Daphnia (D.) hyalina m. galeata</i> SARS	α		10			5	1,0
<i>Daphnia (D.) hyalina m. lacustris</i>							
(SARS)	β		2	8		4	1,8
<i>Daphnia (D.) obtusa</i> (KURZ) SCOURF.	β-α		4	6		3	1,6
<i>Daphnia (D.) pulex</i> DEGEER, sensu							
WAGLER	α			2	8	4	2,8
<i>Daphnia (D.) pulex</i> (LEYDIG) SCOURF.	α			2	8	4	2,8
<i>Daphnia (D.) pulicaria</i> FORBES	β			8	2	4	2,2

Ракообразные рода *Daphnia* представлены в списке сапробности В.Сладечека (Sladecsek, 1973) 18 видами и вариэтетами (Табл. 1), обладая различными индикаторными весами (от 1 у *Daphnia longispina* до 5 у *Daphnia hyalina galeata*) и индексами сапробности, характеризующими их как индикаторов вод всего спектра органического загрязнения (от олигосапробов *Daphnia hyalina galeata* до полисапробов *Daphnia magna*).

Глава 2. Материалы и методы

В настоящей работе были изучены 4 вида дафний (*D.longispina*, *D.magna*, *D. Pulex*, *D.curnirostris*), отмеченных в 12 наскальных ваннах островов Белого моря. В июне-сентябре 2017 г. были обследованы наскальные ванны островов Белого моря (луды Медянка и Песочная) и собрано 48 количественных проб зоопланктона, а также оценены некоторые физико-химические характеристики (температура, морфометрия, pH, электропроводность, соленость) изученных водоемов. В ходе работы оценивали площадь, глубину, высоту над уровнем моря и степень зарастания водной растительностью; измеряли температуру и цветность воды; потенциометрическим методом измеряли pH воды; концентрацию общего фосфора.



Кроме того, научным руководителем были предоставлены физико-химические и биологические данные, полученные на приблизительно 200 пробах из водоемов, в составе зоопланктонных сообществ которых отмечены представители рода *Daphnia*. Данные собраны в ходе 25-летних наблюдений за наскальными ваннами островов Белого моря и кадастровых съемок на побережье Балтийского и Баренцева морей.



Пробы зоопланктона отбирали по стандартной методике, путем фильтрации 1-5 литров воды через планктонную сеть с ячейей около 100 мкм, с последующей фиксацией формальдегидом до 4 %-ной концентрации в растворе

Обработка проб зоопланктона проводили под бинокуляром МБС-9 под увеличением 8*4 в камере Богорова, пробы просматривали целиком, подсчет организмов в отдельных случаях проводили фракционно. Биомасса зоопланктонных организмов определена с использованием зависимости массы тела от его длины $W=aL^b$, коэффициенты a и b брались из литературы (Алимов,1989). В общей сложности в 48

пробах зоопланктона, были определены размеры и плодовитость у порядка 1500 особей дафний.

Определение организмов производили с использованием следующих литературных источников:

- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР, 1977,
- Определитель пресноводных беспозвоночных России, т.1-5, 1994-2001.

2.1. Место исследований

Работу, по изучению наскальных ванн Белого моря проводили в течение летнего периода 2017 года на учебно-научной базе "Беломорская" (ранее МБС) Санкт-Петербургского Государственного Университета (губа Чупа, Кандалакшский залив, Белое море) на островах Керетского архипелага. На Луде песочная было исследовано 5 наскальных ванн, на Луде Медянка – 7.

Координаты (луда Песочная (остров Пестяной)): 66°18'19"N 33°49'26"E

Координаты (остров Медянка): 66.306202"N, 33.845480 "E

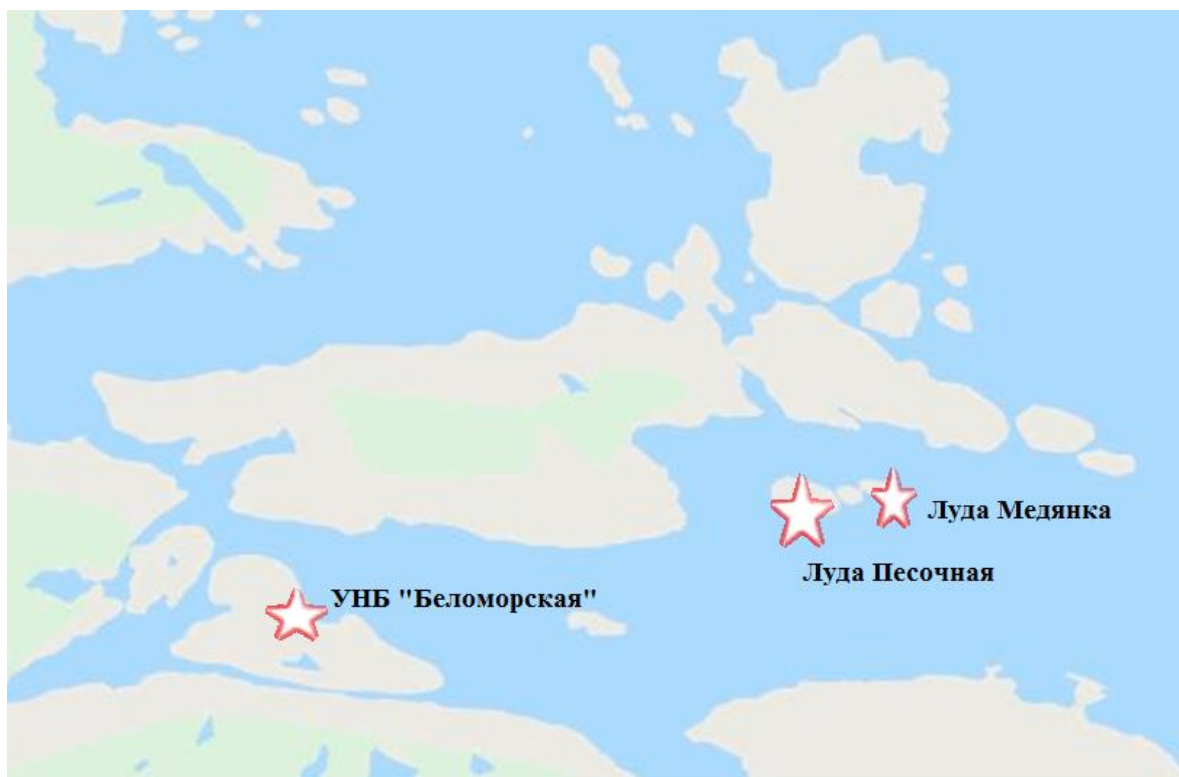


Рис. 2. Остров Пестяной и Медянка в наскальных ваннах Кандалакшского залива Белого моря

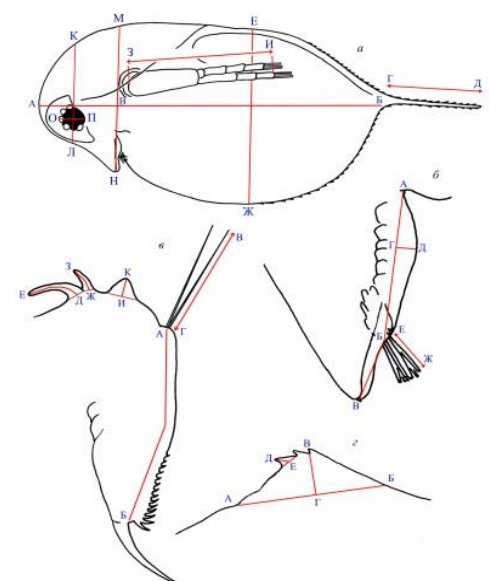


Рис. 3. Схема измерений дафний:

а – параметры тела: А-Б – общая длина животного, В-Б – длина тела, Г-Д – длина хвостовой иглы, Е-Ж – ширина створок, З-И – длина плавательных антенн, К-Л – ширина головы 1, М-Н – ширина головы 2, В-Н – длина роострума, О-П – диаметр глаза; б – роострум: А-Б – длина медиального гребня, Б-В – длина кончика роострума, Г-Д – ширина медиального гребня, Е-Ж – длина эстетасков; в – постабдомен: А-Б – длина постабдомена, В-Г – длина постабдоминальных щетинок, Д-Е – длина 1-го абдоминального выроста, Ж-З – длина 2-го абдоминального выроста, И-К – длина 3-го абдоминального выроста; г – шейный шипик: А-Б – ширина шейного шипика, В-Г – высота шейного шипика, Д-Е – высота зубчика.

Статистическая обработка физико-химических и биологических материалов и анализ их сопряженности проведены с использованием пакета анализа данных Microsoft Excel.

Глава 3. Результаты и обсуждение

3.1. Физико-химические характеристики наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря.

Как нами уже было отмечено ранее (Тютюнник, Стогов, 2017) ракообразные рода *Daphnia* являются характерным компонентом биоты пресноводных наскальных ванн побережья Балтийского, Баренцева и Белого морей, нередко доминируя в составе зоопланктоассоциаций.

Пресноводные наскальные ванны луд Песочная и Медянка крайне разнообразны по своим морфометрическим и физико-химическим характеристикам. По результатам исследования составлена Таблица 1. (Приложения). В ней приведены данные по физико-химическим, характеристикам наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря и структурные характеристики обнаруженного в исследованных ваннах зоопланктона.



Площадь поверхности (размер ванны) на луде Медянка колеблется от 2 до 80 кв², на Луде Песочная от 2 до 8 кв². Температура воды исследованных водоемов в июне-сентябре 1917 г. колебался от 9,9 до 25,0 °С на Луде Медянка и от 19,1 до 20,5 °С на Луде Песочная в разные месяцы исследования. Видна зависимость температуры наскальных ванн от их глубины на луде Медянка.

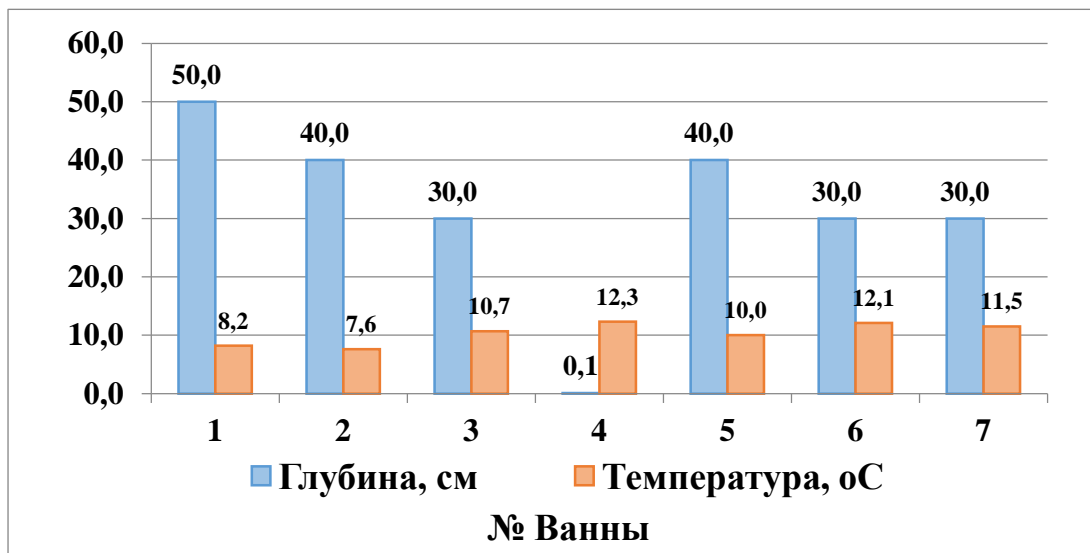


Рис. 4. Зависимость температуры воды от глубины ванн на луде Медянка

Наибольшие по размерам, ванны 1,2,5 имеют глубину от 30 до 50 кв² и наиболее низкие величины температуры воды из-за более слабого прогрева, от 8,2 до 10 °C. Ванны 3,4,6,7 имеют глубину менее 30 кв² и температуру воды до 19,5 °C (Рис.4.).

Из литературы известно, что максимальный прогрев наскальных ванн обычно отмечается в конце июля – начале августа, когда температура воды превышает 24⁰C (Примаков, 1998). Наши данные подтверждают это, температура воды на луде Медянка 15 июля превышала 25 градусов в некоторых пробах, средняя температура за этот месяц была 18,2 градуса.

Для водоемов характерен широкий диапазон pH: от 7,3 до 10,1 на Медянке, от 6, 5 до 7,7 на Песочной. Известно, что наскальные ванны обладают уникальным естественным градиентом активной реакции среды: величины РН варьируют от 4,36 до 9,34. Проведенный ранее кластерный анализ позволил разделить исследованные водоемы по величинам РН на три группы: нейтрально-щелочные (7,1-8,1), олигоацидные (5,4-6,8), мезоацидные (4,4-5,0) (Мовчан,1998). В 2017 году на луде Медянка были отмечены только нейтрально-щелочные ванны, pH в них варьировала от 7,3 до 10,1. На Луде Песочная встретила ванна относящиеся к типу олигоацидных, с pH – 6,56 - 6,68, и нейтрально-щелочные ванны (7,74).

Наименьшая электропроводность воды (268 и 286 мкС/см) отмечена в наскальных ваннах луды Медянка (ванны 5 и 6) , наибольшая (3586,0 мкС/см) в водоеме 4.

Сравнение наших данных в 2017 года с данными 1990-1999 года (Стогов и др., 1996; 2002; 2010) свидетельствуют о выраженном постоянстве физико-химических и морфометрических показателей наскальных ванн.

Таблица № 2 - Физико-химические показатели воды наскальных вод за период 1990-1999г и 2017 г.

Год	1990-1999		2017	
Показатели	Медянк а	Песоч ная	Медянк а	Песоч ная
Глубина, см	10-30	5-20	10 - 50	2-20
Температура, °С	9,0-24,2	14,0- 24,1	7,6-25	18,9 - 20,5
Электропроводность, мкС/см	160- 3290	108- 185	26,8 - 3586	14 - 140,5
рН	7,11- 7,89	5,51- 8,89	7,4 - 10,1	6,58 - 7,76

Температурный режим водоемов за последние несколько десятков лет довольно постоянен и имеет выраженную сезонную динамику (табл. 1). Видно, что к середине лета вода в ваннах прогревается до 19 – 25 градусов и выше, а к концу июля снижается до 17 - 20 градусов, что может быть связано с обильными осадками и понижением температуры воздуха.

Таблица № 3 - Динамика изменения температуры наскальных ванн луды Медянка в летний период 2017 г.

№ Ванны	21 июня	02 -08 июля	15 июля
1	9,9	19,9	17,2
2	9,7	19,2	17,8
3	10,1	19	20,5
4	9,9	19,5	17,5
5	10,2	20,1	17,9
7	10,4	25	16,3

Для беломорских наскальных ванн характерна высокая вариабельность физико-химических характеристик. Из-за небольшого объема воды они подвержены сильному воздействию меняющихся условий окружающей среды. Важную роль при этом играют

существенные изменения уровня воды, особенно сильно сказывающиеся на величинах цветности и рН воды, что приводит к значительным сезонным изменениям содержания растворенных органических веществ, цветности, концентрации общего фосфора, электропроводности при небольшом межгодовом варьировании (Стогов и др., 2002).

Таким образом, наши материалы хорошо согласуются с среднегодовыми и свидетельствуют, о выраженной неоднородности физико-химических характеристик наскальных ванн.

Таблица № 4 - Физико-химические характеристики наскальных ванн Керетского архипелага Белого моря, в которых отмечены ракообразные рода *Daphnia*.

Организмы	Площадь, кв.м	Глубина, см	Высота над у.м., м	Температура, °С	рН	Фосфор общ, мкг/л
<i>D.pulex</i>	6,9±2,9	21,5±2,8	5,7±0,6	14,8±0,4	6,41±0,16	62,3±10,1
<i>D.longispina</i>	16,0±5,6	29,4±3,2	7,0±0,7	14,1±0,2	5,68±0,21	89,6±10,9
<i>D.magna</i>	9,1±3,4	24,5±2,4	6,1±0,6	14,8±0,3	6,39±0,16	109,0±14,4
Достоверность различий	***				***	***

Примечание: *** - достоверность различий доказана с помощью однофакторного дисперсионного анализа, уровень значимости менее 0,05.

Физико-химические характеристики наскальных ванн, в которых были обнаружены дафнии, достоверно различались, так *D.longispina* обычны в наиболее крупных и глубоких и, естественно, холодноводных наскальных ваннах с наиболее низкими величинами рН воды. *D.magna* предпочитали водоемы с наиболее высоким содержанием фосфора (в среднем 109,0 мкг/л). *D.pulex* отмечены в наскальных ваннах с наиболее высокими величинами рН (в среднем около 6,4).

Содержание органических веществ в воде - комплексная характеристика интенсивности продукционно-деструкционных процессов - косвенно может быть оценено по величинам окисляемости (Табл. 4). Фосфор традиционно считается основным биогенным элементом, лимитирующим первичную продуктивность водоемов.

Таблица № 5 - Среднегодовая концентрация общего фосфора (Робщ, мг/л) и перманганатная окисляемость воды (мгО/л) в наскальных ваннах луд Медянка и Песочная в 1992-1997 гг.

Год	Л. Медянка		Л. Песочная	
	Р общ	РОВ	Р общ	РОВ
1992	0,055	-	0,014	-
1993	0,128	51,2	0,066	58,1
1994	0,094	35,9	0,103	42,8
1995	0,074	30,5	0,055	36,6
1997	0,138	47,3	0,099	53,1
Среднее	0,098 \pm 0,009	41,2 \pm 2,4	0,067 \pm 0,009	47,6 \pm 2,4

Повышенные величины окисляемости в грунтовых и поверхностных водах (десятки мг О₂ на 1 л) свидетельствуют об их загрязнении сточными водами или питании за счет болот (Киреева , 2016). Концентрация общего фосфора сильно менялась в течении 5 лет, в 1992 году она была 0,014- 0,055 мкг/л, а в 1997 году составила 0,099 – 0,138 мкг/л. Средние значения варьировали 0,067 \pm 0,009 до 0,098 \pm 0,009 мкг/л на лудах Песочная и Медянка (Табл.5.).

Максимальное значение величин окисляемости на луде Медянка было зарегистрировано в 1993 году и составило 51,2 мгО/л, а минимальное в 1995 году, 30,5 мгО/л. На луде Песочная среднее значение за 4 года составило 47,6 \pm 2,4 мгО/л, максимальное - 58,1 мгО/л, минимальное – 36,6 мгО/л.

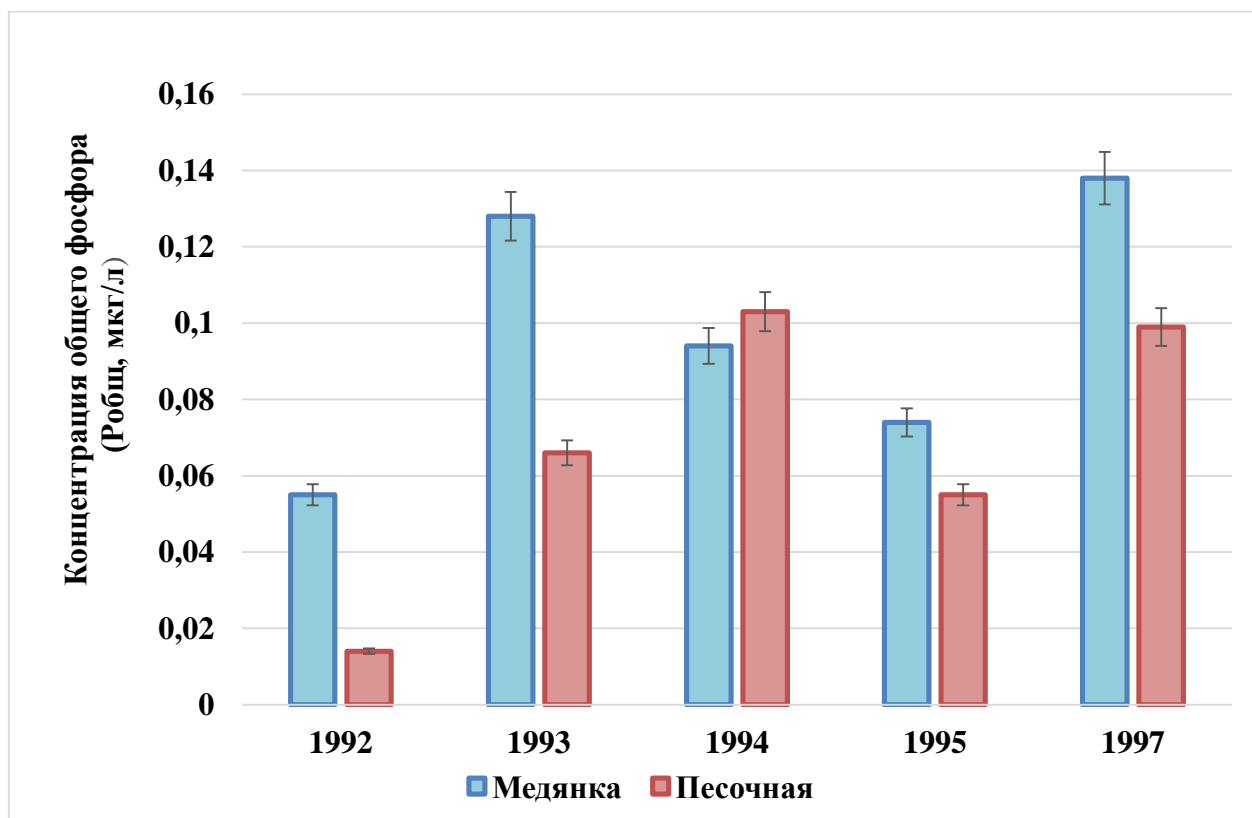


Рис. 5. Среднегодовая концентрация общего фосфора (Р общ, мкг/л) в наскальных ваннах луд Медянка и Песочная в 1992-1997 гг.

За 5 лет исследований величин концентрация фосфатов превышений ПДК по общему фосфору в водоемах луд Медянка и Песчаная не обнаружено (Рис.5). В документе «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения: приказ Росрыболовства от 16.03.2016 №552» представлены значения концентрации общего фосфора и трофности водоемов по данному показателю: 0,05 мг/л - олиготрофные; 0,15 - мезотрофные; 0,20 - эвтрофные водоемы. По данному параметру наскальные ванны островов Кандалакшского залива Белого моря олиготрофные и мезотрофные водоемы.

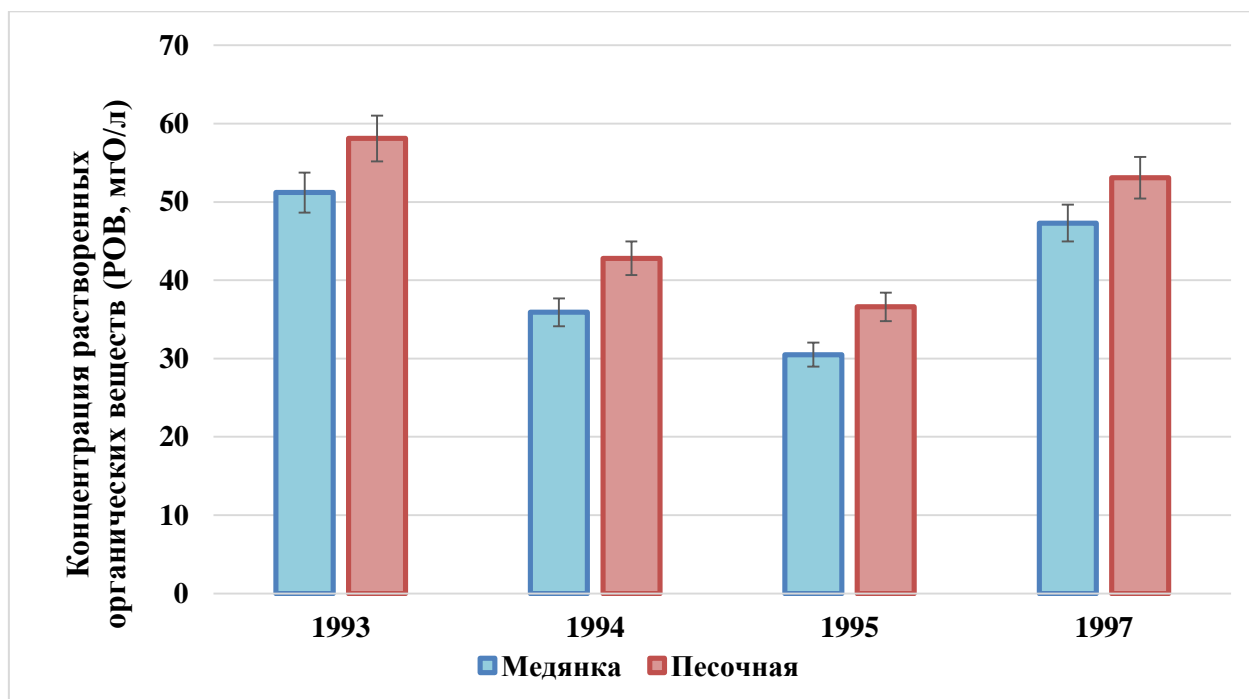


Рис 6. Среднегодовая концентрация растворенных органических веществ (РОВ, мгО/л) в наскальных ваннах луд Медянка и Песочная в 1992-1997 гг.

В природной воде водоемов всегда присутствуют органические вещества. Показатель БПК дает количественную оценку легкоокисляющихся органических веществ по количеству кислорода, потребляемого при биохимическом окислении этих веществ за определенный промежуток времени. БПК является условной мерой загрязнённости воды органическими веществами, легко подвергающимися биохимической деградации.

Концентрация растворенных органических веществ во все года исследования колеблется аналогично на обоих лудах. Отличия в том, что на луде Песочная

зарегистрированы большие значения концентрации растворенных органических веществ (РОВ, мгО/л) (Рис.6).

3.2 Зоопланктон наскальных ванн островов Белого моря

Зоопланктон временных водоемов – важное звено в формировании внутри и межэкосистемных потоков вещества и энергии. Он удобен для оценки влияния абиотических факторов на экологическую структуру сообщества. Хотя его изучение во временных водоемах России проводилось еще с начала XX века, большинство работ были посвящены фауне и редко структуре сообществ. Зоопланктон временных водоемов богат по видовому составу, но недостаточно изучен, поскольку традиционно внимание планктологов России было сконцентрировано на крупных хозяйственно значимых водоемах (Волгоградское водохранилище..., 1979).

Принято считать, что экологическая структура временных водоемов проста. Однако в ходе анализа структуры планктонных сообществ были выявлены специфические особенности, демонстрирующие ее сложность и специфичность. Выделены механизмы стабилизации сообществ в предсказуемо нестабильной среде: сложные способы избегания конкуренции (Simovich, 1998), диапауза (Алексеев, 1990), банк яиц в грунте (Gomez et al., 2002).

Как показывают исследования, проводимые в течение нескольких лет на кафедре, наскальные ванны – это специфичные водоемы, для биоты этих водоемов характерен своеобразный видовой состав, показатели численности и биомассы сообществ которых на 1-2 порядка превышают эти же показатели в озерах.

По нашим и литературным данным, в озерах побережья и наскальных ваннах островов Кандалакшского залива Белого моря отмечены 5 видов ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* (Стогов и др., 2010; Glagolev, Vykov, 2012), причем *Daphnia cristata* обычна в озерах беломорского побережья (Стогов и др., 1996; 2010), но в водоемах островов Белого моря отсутствует.

Таблица № 6 - Количество водоемов с присутствием ракообразных рода *Daphnia*

Организмы	Белое море (54/74)	Балтийское (8/11)	Баренцево (20/65)	В целом (82/150)
<i>D.longispina</i>	22	7	13	42
<i>D.magna</i>	25	5		30
<i>D.pulex</i>	25	1	13	39
<i>D.longispina</i> + <i>D.magna</i>	7	4		11
<i>D.longispina</i> + <i>D.pulex</i>	3	1	6	10
<i>D.magna</i> + <i>D.pulex</i>	8			8
Примечание: в знаменателе - количество исследованных водоемов				

Для наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря *D.longispina*, *D.magna* и *D. pulex* характерный компонент планктона, *Daphnia curvirostris* отмечена нами существенно реже, а в ваннах побережья Баренцева и Балтийского морей не обнаружена.

Изучаемые нами ракообразные присутствуют в водоемах прибрежных зон Белого, Балтийского и Баренцева морей. В Белом море, представители рода *Daphnia* отмечены в 54 водоемах из 74 изученных, причем в 18 водоемах одновременно присутствовало 2 вида дафний. Интересно, что одновременно присутствие 2 видов дафний в одном водоеме отмечено нами лишь в 29 водоемах из 82, где ракообразные этого рода присутствовали, а 3 вида дафний в одном водоеме нам обнаружить не удалось (Тютюнник, Стогов, 2017).

Дафнии часто встречаются в исследованных водоемах по одиночке, например в Белом море *D.magna* встречается в 25 из 74 водоемах, в Балтийском в 5 из 11 водоемов. *D.longispina* так же многочисленна в белом море, найдена в 22 водоемах, в 7 из 11 ваннах в Балтийском море и в 13 из 65 водоемах в Баренцевом море. Намного реже представители рода *Daphnia* встречаются совместно. В водоемах Балтийского моря присутствие двух видов одновременно обнаружено в 5 ваннах из 11, в Баренцевом в ваннах из 65. Одновременное присутствие 2х видов дафнии встретилося в 29 ваннах из 150 изученных, *D.magna* и *D.longispina* встречаются совместно в 11 водоемах из 150, *D.longispina* и *D. Pulex* в 10 случаях, а *D.magna* с *D. Pulex* в 8 водоемах (Табл.6).

В 2017 году было исследовано 30 водоемов на лудах Песочная и Медянка. *D.magna* встречалась в 15 водоемах из 30, *D.pulex* в 9 ванах, а *D.longispina* в 6 исследованных водоемах. Кроме того, в 5 наскальных ваннах в 2017 г. отмечены ракообразные *D.curvirostris*.

Как уже было сказано выше, в нескольких ваннах обнаружено 2 вида дафний одновременно, подобное явление носит название «планктонный парадокс» и описано для наскальных ванн А.М. Гиляровым (Ghilarov, 1967).

Таблица № 7 - Количество водоемов с присутствием ракообразных рода *Daphnia* за 2017 г.

Организмы	Количество водоемов
<i>D.curvirostris</i>	3
<i>D.magna</i>	9
<i>D.pulex</i>	6
<i>D.magna</i> + <i>D.longispina</i>	2
<i>D.longispina</i> + <i>D.pulex</i>	3
<i>D.magna</i> + <i>D.curvirostris</i>	3
<i>D.longispina</i> + <i>D.curvirostris</i>	1

В этом году исследований дафнии гораздо чаще встречены аллопатрически, например *D.magna* встречена в 9 водоемах, а *D.pulex* в 6 водоемах из 30 изученных в 2017 году. Синпатрически (по 2 вида вместе) дафнии встречались реже, так пара *D.magna*+*D.longispina* присутствовала лишь в 2 водоемах из 30, а *D.longispina*+*D.curvirostris* отмечены всего в 1 водоеме (Табл. 7).

Благодаря небольшим размерам и глубине наскальные ванны хорошо прогреваются, что способствует увеличению скорости потока вещества и энергии, и что, в свою очередь, благоприятствует развитию биоты (Кошелева, Полякова, 2004). Наиболее высокая средняя численность представителей рода *Daphnia* в наскальных ваннах отмечалась в середине июля (Ципленкина, 1991). Необходимо отметить, что средний размер особей в большинстве случаев мало меняется в течение вегетационного периода. Исключением является *D.magna*, для которой характерен плавный рост среднего размера особи, достигающий максимума в середине июля. Скорее всего, колебания численности связаны с трофическими условиями, обусловленными поступлением биогенов в ванны (Ципленкина, 1991).

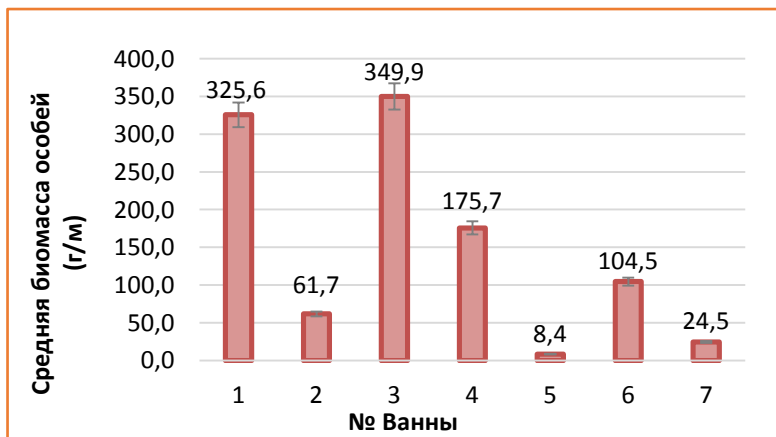
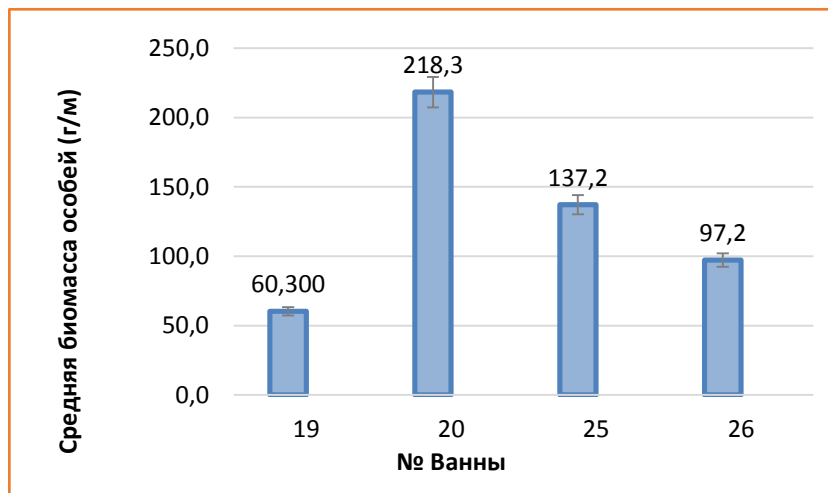


Рис. 7. Показатели средних значений биомассы в ваннах Луды Медянка за весь период исследований



Рис. 8. Показатели средних значений биомассы в ваннах Луды Песочная за весь период исследований



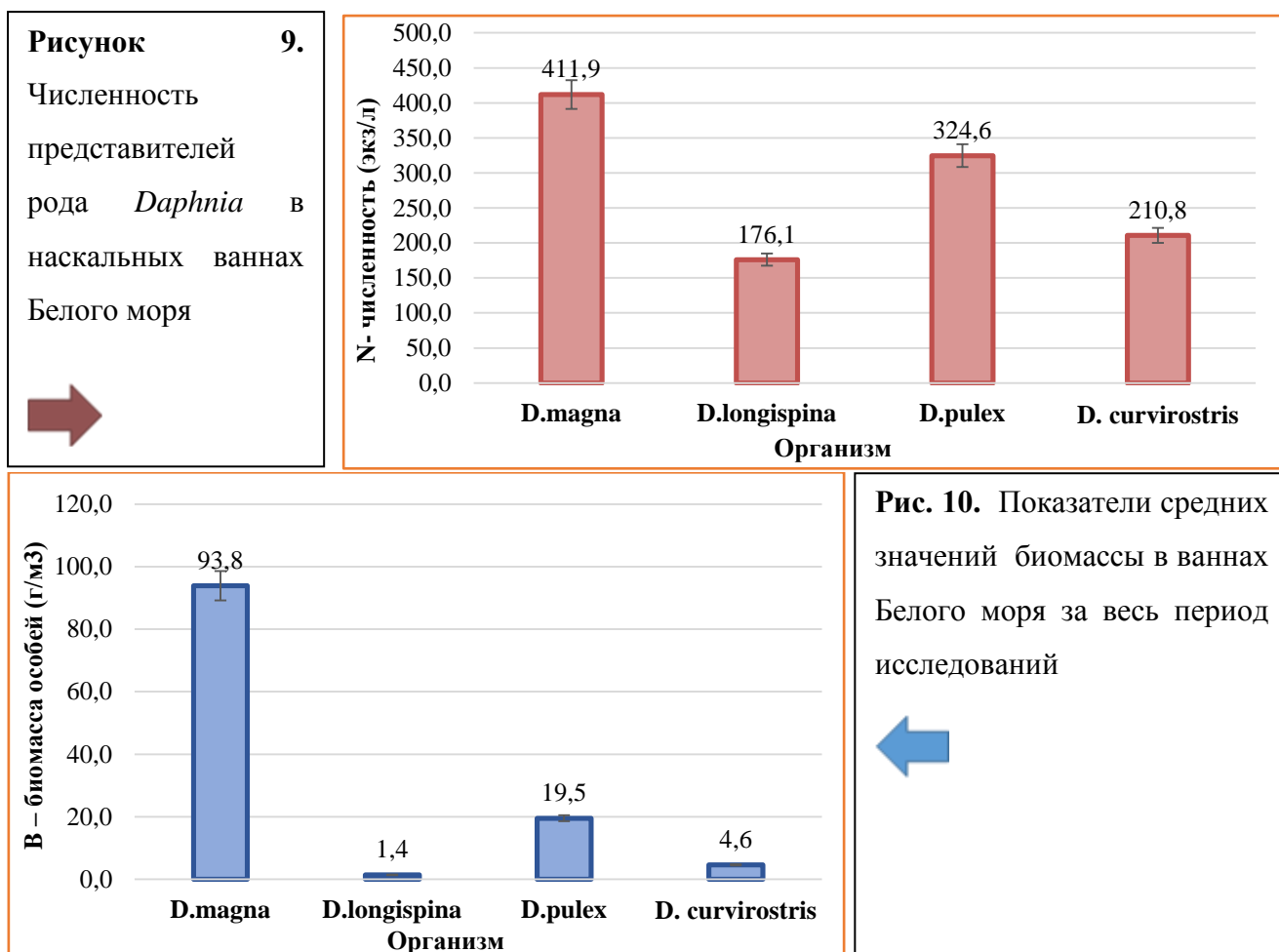
По полученным данным биомассы зоопланктона наскальных ванн была сделана сводная таблица (Таблица 1, Приложения). В ней присутствуют данные по средней длине особей (мм)(L), среднему индивидуальному весу особей (мг) (W), численности (экз/л) (N), биомасса особей (г/м³)(B).

Максимальная биомасса зоопланктона была отмечена в ванне 3, как известно из литературы, максимальных размеров и численности дафнии достигают именно к середине июля. средние значения биомассы за все время исследований превышают биомассу в других ваннах Луды Медянка Белого моря. Такой скачек увеличения биомассы можно связать с большим количеством ювенильных форм, появившихся к середине июня.

Можно отметить, что во время первого отбора проб, 21 июня, когда вода еще не прогрелась и температура составляла от 8,8 до 9,2 градусов, биомасса зоопланктона была наименьшей и достигала максимального значения – 270 г/м³. Наименьшее среднее значение биомассы отмечено в ванне 5 и 7, максимальные значения – в ванне 1 и 3 (Рис.7 и 8).

На Луде Песочная сложилась иная ситуация, в обе даты в ванне 20 отмечалось максимальное значение биомассы, отличий в значениях 2 и 15 июля не было, за

исключением ванны 25 и 26, в которых наблюдалась меньшее значение биомассы 15 июля, чем 2 июля.



Средние показатели биомассы зоопланктона в ваннах двух исследованных луд (более 349 г/м³ на луде Медянка и 218,3 г/м³ на луде Песочная), а так же средние показатели биомассы четырех видов дафний (93,8 г/м³ – *D.magna*) очень велики. Максимальное значение биомассы зоопланктона – 687 г/м³ в ванне 3 Луды Медянка (Табл.1 Приложения), а значения численности приближаются к 1000 экз./л (Рис. 9 и 10).

Такие высокие показатели обилия зоопланктона наскальных ванн хорошо согласуются с теорией «компенсации плотностью», согласно которой таксономически бедным сообществам обычно свойственны высокие величины обилия.

3.3. Популяционные характеристики аллопатрических и симпатрических популяций ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* на скальных ваннах островов Кандалакшского залива Белого моря

Как уже было отмечено, скальные ванны, представляющие собой компактные изолированные экосистемы, благодаря разнообразию морфометрических и физико-химических характеристик, ряду особенностей гидробиологического режима (короткие пищевые цепи, высокие скорости оборота вещества и энергии), являются исключительно удобными модельными объектами при ауто- и синэкологических исследованиях, удобными полигонами для экспериментального антропогенного воздействия. Наличие большого количества ванн на компактной территории упрощает получение репрезентативного материала для сравнительного анализа биоты этих своеобразных водоемов.

Таблица № 8 - Популяционные характеристики ракообразных рода *Daphnia* в скальных ваннах Керетского архипелага Белого моря

Организмы	Размеры, мкм	Плодовитость, шт	Численность, экз./л
<i>D.curvirostris</i>	1050±145	2,5±0,43	11,2±4,35
<i>D.longispina</i>	1020±197	1,97±0,31	10,5±5,0
<i>D.magna</i>	2242±356,4	3,86±2,4	230±98,5
<i>D.pulex</i>	1210±256	2,16±0,55	19,1±6,1

D.magna имеет самые большие размеры, по нашим измерениям она имела размер в 2242 мкм (Табл. 8) Максимальная плодовитость и численность посчитана так же у вышеупомянутой дафнии и составила около 3 шт, а численность более 230 экз/л. Самая маленькая по величине дафния, это *D.longispina*, ее размер составлял 1050 мкм, она имеет наименьшую плодовитость (2,5 шт) и численность (11,2 экз./л).

Таблица № 9 - Популяционные характеристики дафний при алло- и синпатрии в скальных ваннах Луды Песочная и Луды Медянка

Луда Медянка				
	Длина (мм)		Плодовитость, шт./экз.	
	алло-	син-	алло-	син-
<i>D.curvirostris</i>	0,89	0,43		2,1

<i>D.longispina</i>		0,78		
<i>D.magna</i>	1,98	1,07	4,6	2,3
<i>D.pulex</i>	0,53	1,2	2,15	
Луда Песочная				
	Длина (мм)		Плодовитость, шт./экз.	
	алло-	син-	алло-	син-
<i>D.curvirostris</i>		1,47	3,6	1
<i>D.magna</i>		0,83		
<i>D.pulex</i>	1,62	1,83	2,6	3,4

В Таблице 9 представлены популяционные характеристики дафний при алло- и синпатрии в наскальных ваннах Луды Медянка и Луды Песочная. На Луде Медянка можно отметить, что *D.pulex* при синпатрии имеет большие размеры и плодовитость, чем при аллопатрии., *D.magna* при аллопатрии имеет большие размеры, *D.curvirostris* при аллопатрии имеет меньшие размеры. На Луде Медянка так же выявлено, что *D.pulex* при синпатрии имеет большие размеры и плодовитость, чем при аллопатрии.

Таблица № 10 - Достоверные коэффициенты корреляции связи популяционных показателей дафний с физико- химическими показателями водоемов

Популяционные показатели	Размер ванны, м ²	Глубина, см	Т, С°	рН	Электропроводность, мкС/см
<i>D.curvirostris</i>			0,87		-0,79
<i>D.longispina</i>	-0,51	-0,67		-0,37	
<i>D.magna</i>	-0,9			-0,61	
<i>D.pulex</i>			-0,68		-0,36

По полученным данным проведен корреляционный анализ (Табл 10). Из него следует, что длина тела *D.pulex* и *D.curvirostris* отрицательно скоррелирована с рН воды, глубиной и площадью наскальных ванн. Длина тела *D.longispina* положительно связана с температурой воды. Плодовитость *D.magna* отрицательно связана с температурой и электропроводностью. По мнению А.А.Салазкина (1976) и С.П.Китаева (1984) для водоемов гумидной зоны глубина, характер грунта, температура воды, ее прозрачность, содержание кислорода, величина рН, степень проточности и гумификации являются факторами среды, определяющими состав и развитие сообществ гидробионтов. Интересно, что для характеристик обилия (N и B) планктона и бентоса таковыми

оказались рН воды, концентрация общего фосфора и температура водоем (Стогов и др., 2002), а для количества видов и индексов структуры сообществ Шеннона-Уивера, правда в меньшей степени - морфометрические характеристики водоемов и степень зарастания водной растительностью. При этом величины достоверно отличных от 0 коэффициентов корреляции связи биотических и абиотических характеристик оказались невысоки (0,26-0,51 по абсолютной величине).

Тем не менее, в связи с тем, что именно условия ландшафта определяют формирование качественного состава вод, наскальные ванны островов Керетского архипелага Белого моря во многом похожи на более крупные водоемы Карелии. Но их, безусловно, следует выделять в особый тип водоемов не только в силу небольших размеров, но и из-за особенностей гидробиологического режима (небольшое число видов, простые трофические отношения, высокие величины обилия), специфичности и экстремальности условий существования (резкие колебания факторов среды, пересыхание и перемерзание).

Таблица № 11 - Индивидуальные показатели ракообразных рода *Daphnia* наскальных ванн Белого моря

	<i>D.magna</i>	<i>D.longispina</i>	<i>D.pulex</i>	<i>D. curvirostris</i>
L	1,7	0,7	1,1	0,9
N	411,9	176,1	324,6	210,8
W	0,25	0,01	0,06	0,02
B	93,8	1,4	19,5	4,6

L - средняя длина особей (мм), *W* – средний индивидуальный вес особей (мг), *N* - численность (экз/л), *B* – биомасса особей (г/м³).

В таблице 11 представлены индивидуальные показатели четырех видов дафний. Наибольший размер имеет *D.magna* (1,7 мм), а наименьший *D.longispina* (0,7 мм). Такая же ситуация видна и с численностью особей, максимальную имеет *D.magna*, а минимальную *D.longispina* (176,1). Так же был посчитан средний индивидуальный вес особей: *D.magna* - 0,25 мг, *D.longispina* – 0,01 мг, *D.pulex* – 0,06 мг и *D. curvirostris* – 0,02 мг. Биомасса *D.magna* - 93,8 г/м³, *D.pulex* – 19,5 г/м³, *D. curvirostris* – 4,6 г/м³, и самой минимальной биомассой обладала *D.longispina* - 1,4 г/м³

В 2017 году нами были обнаружены особи *Daphnia magna* размером 3,1 мм и величинами обилия до 670 экз/л в ваннах на Луде Медянка. Ранее дипломантка кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ Анна Кошелева в августе 2003 обнаружила крупных

дафний с высокими показателями обилия. Максимальный размер *Daphnia magna* составил 5,7 мм, что близко к верхнему пределу длины тела для данного вида (Мануйлова, 1964).

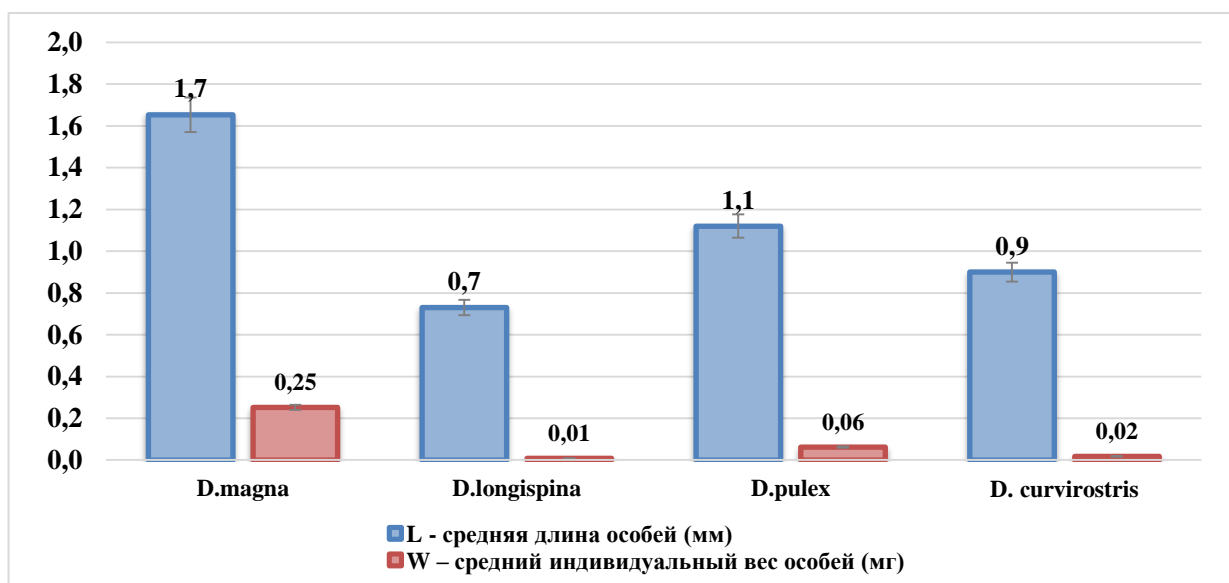


Рисунок 11. Средняя длина и масса тела представителей рода *Daphnia* в исследованных водоемах

Как видно на рисунке 11, из числа исследованных дафний, самой крупной была *D. magna*, по расчётам среднего веса она так же опережала остальные виды. Как и ожидалось, наименьшей длинной обладала *D. longispina*, и немного больше нее была *D. curvirostris*. Аналогична ситуация со средней массой тела.

Средний индивидуальный вес особей находится в пределах от 0.005 до 2.052 мг, что обусловлено доминированием во временных водоемах, по сравнению с постоянными, относительно крупных видов низших ракообразных.

Таблица № 12 - Плодовитость видов *Daphnia* в июне-июле 2017 г.

Организмы	21 июня	2 июля	8 июля	15 июля
<i>D. magna</i>	3,3	3,1	3	0
<i>D. pulex</i>	3	0	1,3	2,8
<i>D. curvirostris</i>	0	0	2,1	1
Среднее значение	3,15	3,1	2,54	1,55

Наиболее благоприятным временем для всех видов дафний является середина июля, в этот период у всех трех видов были обнаружены яйца, у *D. magna* плодовитость была около 3 шт, у *D. pulex* – 1,3 – 2,8 шт, *D. curvirostris* – 2,1 шт. *D. magna* имела самые большие величины плодовитости и ее яйца встречались практически в каждой пробе, где она присутствовала. Следует отметить, что в таблице отсутствуют данные по измерению

плодовитости у *D.longispina*, в пробах яиц данного вида не обнаружено, причины этого неясны и требуют дальнейшего изучения (Табл.12).

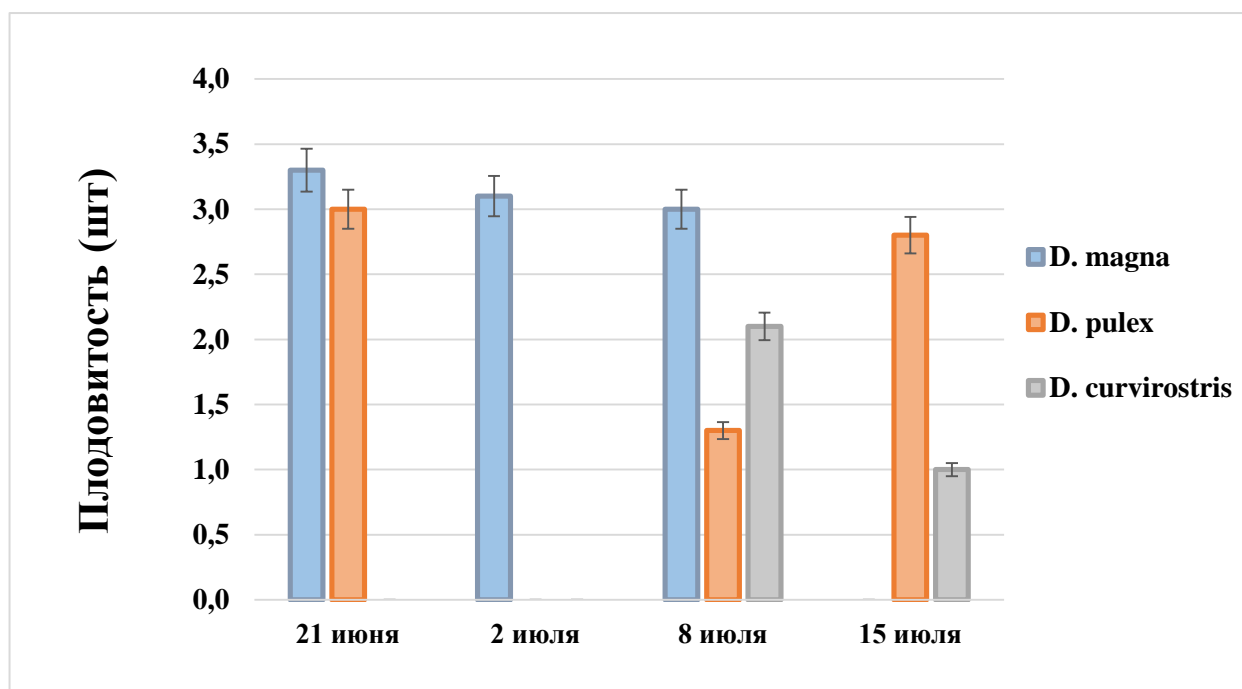


Рис. 12. Плодовитость видов *Daphnia* за время исследований в наскальных ваннах островов Белого моря

На рисунке 12 можно отметить, что в период с конца июня по середину июля *D.magna* показывала большие величины обилия, чем остальные виды. *D.curvirostris* наоборот, показывала большие величины плодовитости только в середине июля, что может быть связано с повышением температуры воды в этот период.

3.4. Биологические показатели ракообразных рода *Daphnia* в градиенте ключевых физико-химических параметров

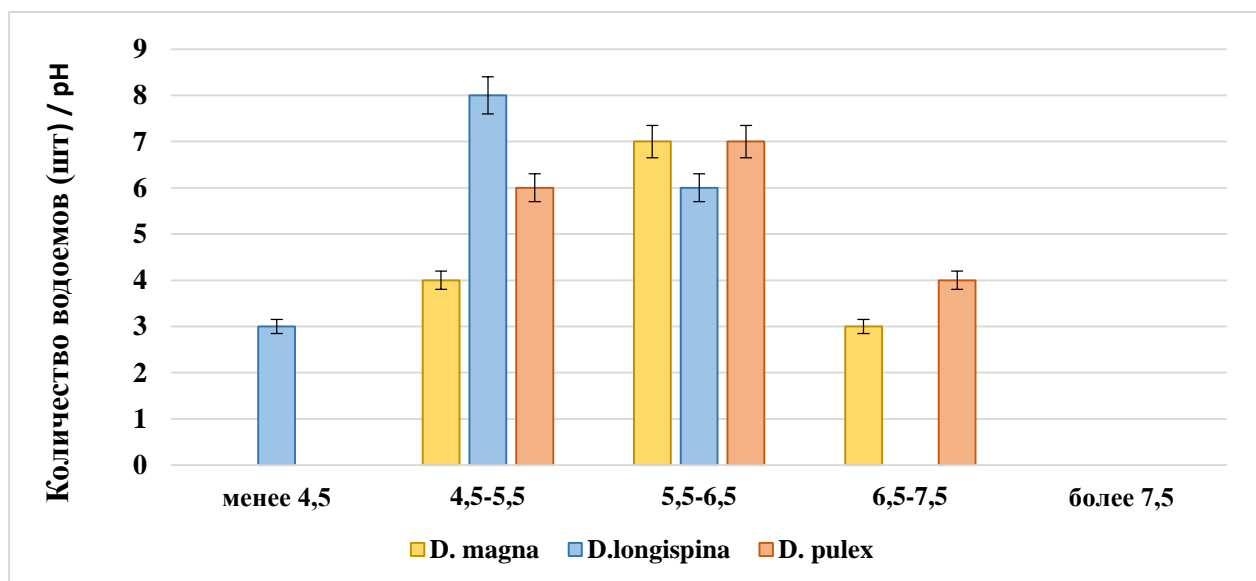


Рис 13. Соотношение встречаемости ракообразных рода *Daphnia* в наскальных ваннах Керетского архипелага Белого моря от водородного показателя (pH) на 1990-1996 г.

Исходя из литературных данных можно заметить влияние интенсивности фактора на жизнедеятельность организмов. Для каждой из трех видов дафний можно выделить зоны оптимума, нижнего и верхнего пессимума. Для *D. magna* и *D. pulex* зоной оптимума относительно изменения водородного показателя является pH от 5.5 до 6.5, однако можно заметить, что зона нормальной жизнедеятельности для *D. magna* располагается в более кислой среде, нежели у *D. pulex*. Верхний предел выносливости для *D. longispina* встречается в более щелочной среде относительно ранее упомянутых видов. Здесь можно наблюдать, что в нейтральной среде данный вид не встречается, однако это также единственный вид, который встречается в сильнокислой среде. Опираясь на гистограмму (Рис. 13), можно заметить, что отчетливо прослеживается закон толерантности Шелфорда.

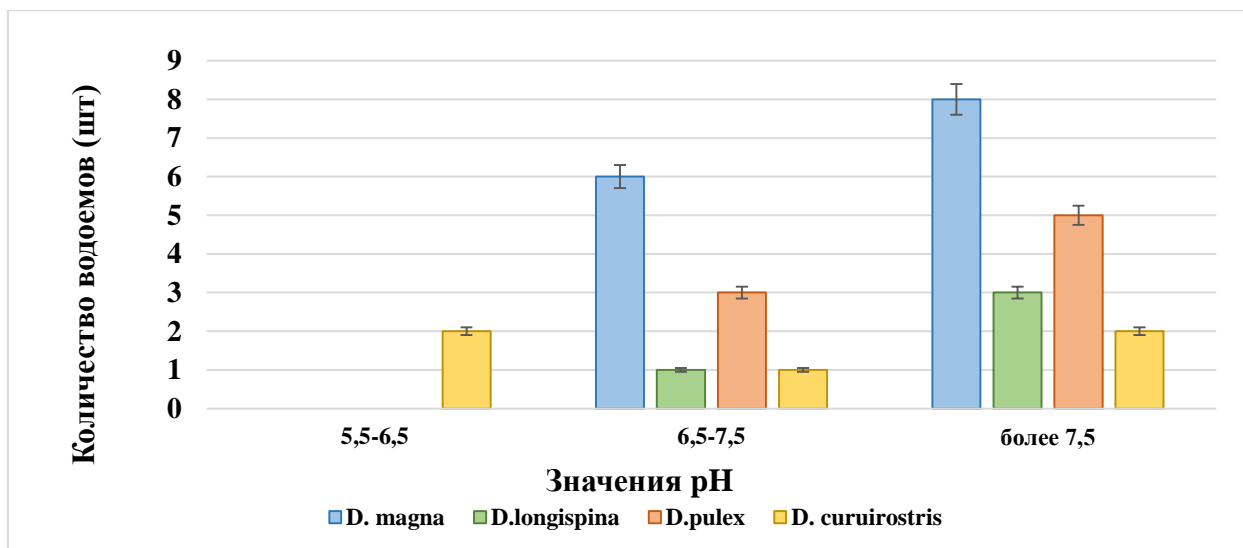


Рис. 14. Встречаемость ракообразных рода *Daphnia* в исследуемых наскальных ваннах в 2017 году

По результатам исследования встречаемость ракообразных рода *Daphnia*, можно сказать, что в этом году pH водоемов было выше, чем в предыдущих годах исследований. *D. magna* предпочитает все тот же диапазон – от 6,5 до 7,5, так же она была обнаружена в двух ваннах с pH более 7,5. *D. curvirostris*, не встреченная ранее на исследованных островах, встречается в воде со сходными значениями pH - от 5,5 до 7,5 (Рис.14).

Как упоминалось ранее, в 2017 году, величины pH ванн были выше и достигали 10,1. В ваннах, с pH более 7,5 были определены все 4 вида дафний, исходя из чего можно предположить, что для них это вполне комфортный диапазон.

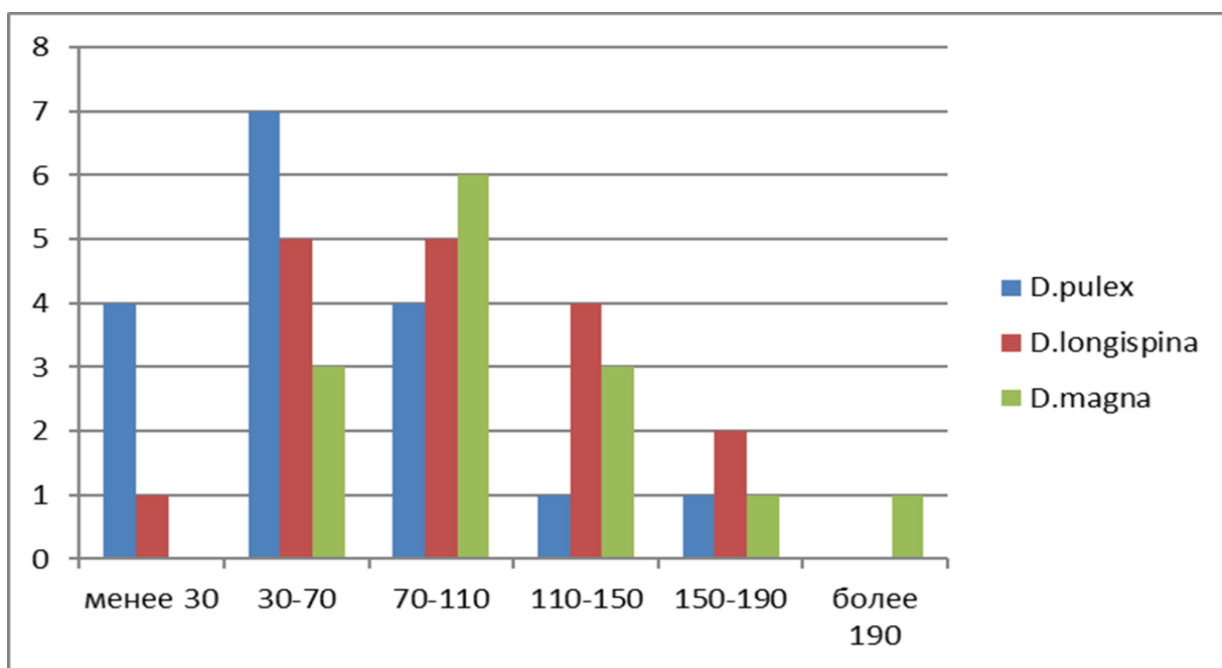


Рис. 15. Встречаемость ракообразных рода *Daphnia* в наскальных ваннах Керетского архипелага Белого моря. По оси X отмечена концентрация фосфора. По оси Y - количество водоемов.

D.magna встречается в ваннах с более высокими значениями фосфора и отмечена в диапазоне от 70 до 190 мкг/л, *D.pulex*, наоборот, предпочитает меньшие значения фосфора и обнаружена в подавляющем большинстве водоемов со значениями 30-70 мкг/л (Рис.15).

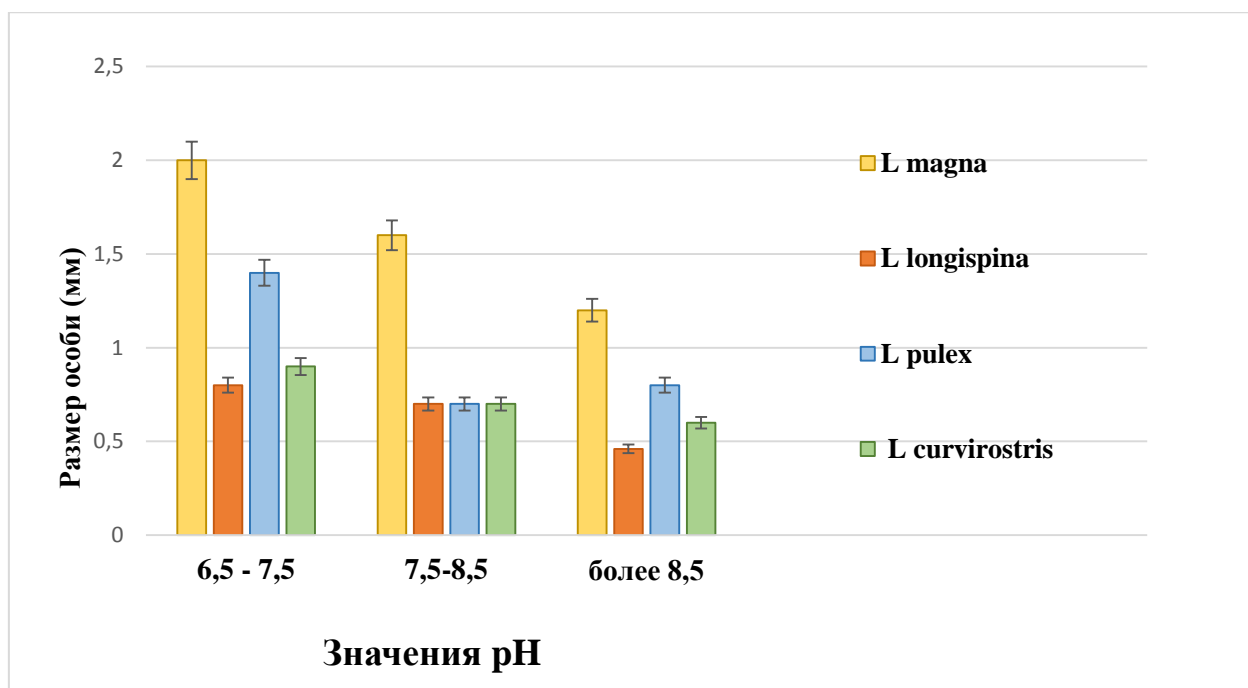


Рис. 16. Отношение размера дафний к значениям pH

Самая крупная дафния – *D.magna* встречается во всем диапазоне pH, от 6,5 до 8,5 и выше, но достигают наибольшего размера в ваннах со средой, близкой к нейтральной. *D.pulex* также достигает наибольших размеров в ваннах с pH близким к нейтральным значениям (6,5-7,0) (Рис. 16).

3.5. Информативность сапробиологических показателей дафний, обитающих в наскальных ваннах островов Кандалакшского залива Белого моря, при оценке качества вод

Таблица № 13 - Показатели сапробности ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* наскальных ванн Керетского архипелага по В.Сладечеку (Sladecsek, 1973).

Организмы	Сапробность	Индикаторный вес	Индекс сапробности
<i>Daphnia magna</i> Strauss	a-p	3	3,4
<i>Daphnia curvirostris</i> (Eylman)	b	4	2,3
<i>Daphnia longispina</i> O.F.Muller	b	1	2,05
<i>Daphnia pulex</i> DeGeer	a	4	2,8

В наскальных ваннах островов Керетского архипелага нами отмечены 4 вида дафний (Табл.13), которые имеют индексы сапробности, характеризующие воды средней (b) и высокой (a-p) степени загрязнения органическим веществом.

Заключение

Наскальные ванны являются типичными элементами ландшафта островов Кандалакшского залива Белого моря и характеризуются небольшими размерами (глубины 10-80 см, температуры от 9,9 до 25 градусов) и резкими колебаниями физико-химических характеристик в течение сезона.

Для наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря *D.longispina*, *D.magna* и *D. pulex* характерный компонент планктона, эти дафнии часто встречаются в исследованных водоемах по одиночке, например в Белом море *D.magna* встречается в 25 из 74 водоемах, в Балтийском в 5 из 11 водоемов. *D.longispina* так же многочисленна в Белом море, найдена в 22 водоемах, в 7 из 11 ваннах в Балтийском море и в 13 из 65 водоемах в Баренцевом море. Намного реже представители рода *Daphnia* встречаются совместно. В водоемах Балтийского моря присутствие двух видов одновременно обнаружено в 5 ваннах из 11, в Баренцевом в ваннах из 65. *D.curvirostris* в наскальных ваннах островов Белого моря отмечена реже, а на побережье Баренцева и Балтийского морей нами не отмечена вовсе.

В ходе исследования были определены популяционные характеристики дафний в градиенте физико-химических показателей воды наскальных ванн, наиболее крупные и многочисленные рачки *D.magna* предпочитают водоемы с высокими величинами концентрации фосфора и рН воды.

По результатам корреляционного анализа можно сказать, что в пробах отобранных, на луде Медянка, длина тела рачков *D.pulex* и *D.curvirostris* отрицательно скоррелирована с рН воды, глубиной и площадью наскальных ванн, длина тела *D.longispina* наоборот, положительно связана с температурой воды. Плодовитость *D.magna* отрицательно связана с температурой и электропроводностью. В пробах на луде Песочная, ракообразные *D.pulex* при синпатрии имеют большие размеры и плодовитость, чем при аллопатрии.

В наскальных ваннах островов Керетского архипелага нами отмечены 4 вида дафний, которые имеют индексы сапробности, характеризующие воды средней (b) и высокой (a-p) степени загрязнения органическим веществом.

Выводы:

1. Физико-химические характеристики воды наскальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря варьируют в довольно широких пределах. Так, глубина водоемов изменялась от 10 до 80 см, pH – от 6,38 до 10,1, концентрация общего фосфора - от 0,014 до 0,138 мкг/л, электропроводность от 268 до 3586 S/см, соленость – от до 0,1 – 4,7 промилле. При этом многолетние (начиная с 1990 г.) наблюдения свидетельствуют о выраженном постоянстве ключевых показателей водной среды.

2. Зоопланктон наскальных ванн таксономически беден (по данным 2017 г. отмечено 6 видов), преобладают ветвистоусые ракообразные и, в особенности, представители рода *Daphnia*, наиболее часто встречаются представители 3 видов - *Daphnia magna* Strauss, *Daphnia longispina* (O.F.Muller), *Daphnia pulex* (DeGeer), реже - *Daphnia curvirostris* (Eylman).

3. Чрезвычайно высокие показатели обилия (численность до 1000 экз./л, биомасса до 700 мг/л) зоопланктона наскальных ванн хорошо согласуются с теорией «компенсации плотностью», согласно которой таксономически бедным сообществам обычно свойственны высокие величины обилия.

4. Ракообразные *D.magna*, имеющие наибольшие размеры, численность и плодовитость, обычны в нейтрально-щелочных наскальных ваннах наибольшей сапробности, вода которых содержит наиболее высокие концентрации общего фосфора и растворенных органических веществ. Это соответствует классическим сапробиологическим представлениям В. Сладечека (1973) и позволяет использовать ракообразных рода *Daphnia* в системах биоиндикации качества природных вод.

5. В синпатрических популяциях *D.pulex* рачки имеют большие размеры и плодовитость, по сравнению с аллопатрическими. В то же время рачки *D.magna* имеют большие размеры в аллопатрических популяциях, а ветвистоусые *D.curvirostris*, напротив, меньшие размеры.

Список литературы

1. Александров Б. М. Гидробиологические исследования на внутренних водоемах Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. N 8. - 1964. - С. 11 -17.
2. Александров Б. М., Гидробиологические исследования Карелии / Александров Б. М., Гордеев О. Н., Соколова В. А. // Учен. зап. Петрозав. ун-та. Т. 16, N 4. - 1970. - С. 181 - 187.
3. Александров Б.М. Донная фауна озер Карелии и ее использование рыбами // 7 Научная конференция по изучению водоемов Прибалтики.- Петрозаводск.-1959 - с.20-21
4. Александров Б.М. Донная фауна озер Карелии и ее кормовое значение для рыб.- Л.- 1966.- 16 с.
5. Александров Б.М. О донной фауне озер Карелии и ее значении для рыб // Труды 7 научной конференции по изучению водоемов Прибалтики. Изд. АН СССР.- М-Л.- 1962.- с.128-132.
6. Александров Б.М., Попченко В.И. Донная фауна Онежского озера и ее биоценозы // Пресноводные гидробионты и их биология. -Л. - 1983.-с.102-126.
7. Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. - Л. -1989. -152 с.
8. Алимов А. Ф. Потоки энергии в популяциях и сообществах водных животных // Экол. энерг. животных: Всес. совещ., Суздаль, 31 окт. - 3 ноябр., 1988: Тез. докл. - Пушкино, 1988. - С. 8 - 10.
9. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л., 1989. 152 с.
10. Андроникова И. Н. Зоопланктон гумифицированных озер Карельского перешейка. Автореф. канд. дис. Л., 1968. 14 с.
11. Андроникова И. Н. Зоопланктон гумифицированных озер Карельского перешейка. - Автореф. канд. дис. - Л. - 1968. - 14 с.
12. Андроникова И. Н. Зоопланктон озера Красного в годовом цикле // Озера Карельского перешейка. - Л. - 1971. - С. 326 - 374.
13. Андроникова И. Н. О двух уровнях продуктивности зоопланктона сильно гумифицированных водоемов Карельского перешейка // Гидробиол. ж. - 1965. - 1, N 4. - С. 34 - 38.
14. Андроникова И. Н. О диапазоне колебаний биомассы зоопланктона в зимний и летний периоды в двух разнотипичных озерах Долгом и Узорном // Озера Карельского перешейка. - М. - Л. - 1964. - С.78 - 88.
15. Арнольд И. Н. Инструкция для планктонных исследований озер // Инструкция для исследования озер. - СПб. - 1908. - С. 255 - 287.

16. Баранов И.В. Классификация озер Карело-Кольской лимнологической области // Тр. Всесою научно-исслед. ин-та озерного и речного хозяйства.- 1969.-Т.113.-с.3-29.
17. Баранов И.В. Лимнологические типы озер СССР.-Л.-1962.-276с.
18. Баранов И.В., Салазкин А.А. Химические и биологические методы повышения биопродуктивности озер.- М.- 1969. 149 с.
19. Верещагин Г. Ю. Возникновение и общий ход Олонецкой научной экспедиции в 1918 - 1923 годах // Тр. Олонецкой научной экспедиции: Общие вопросы и организация экспедиции. N 1/2. Ч. 2. - Пг. - 1924. - С. 1 - 20.
20. Верещагин Г. Ю. Олонецкая научная экспедиция: Предварительный отчет о работах 1920 года. - Пг. - 1921 - 168 с.
21. Верещагин Г. Ю. Олонецкая научная экспедиция: Предварительный отчет о работах 1921 года. - Пг. - 1923. - 73 с.
22. Верещагин Г. Ю. Программы и методы Олонецкой научной экспедиции в 1918 - 1923 годах // Тр. Олонец. научн. экспедиции.: Общие вопросы и организация экспедиции. N 1/2. Ч 1. - Пг. - 1924 - С. 21 - 60.
23. Верещагин Г.Ю. Исследования на Сегозере и Выгозере, 1923.-Петрозаводск. -156 с.Баранов И. С., Салазкин А. А. Химические и биологические методы повышения биопродуктивности озер. - М. - 1969. - 128 с.
24. Верещагин Г.Ю. Олонецкая научная экспедиция. 1921.-Петрозаводск. -244 с.
25. Веселов Е. А. Юбилей старейшей пресноводной гидробиологической станции // Гидробиол. ж. - 1977. - 1, N 6. - С. 94 - 97.
26. Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., и др. Опыт применения разных систем биологической индикации загрязнения вод // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1977. С.124-131.
27. Герд С.В. Биоценозы бентоса Больших озер Карелии // Тр. Карело-Финского отделения ВНИОРХ, 14, т. 4.- Петрозаводск.- 1949.- 420 с.
28. Герд С.В. Влияние болотных вод на фауну и флору озер // Учен.записки Карельского педагогического института, том 11, вып.2.- 1961.- с. 3-49.
29. Герд С.В. К вопросу о биомических типах озер Карелии // Биология внутренних водоемов Прибалтики.- Петрозаводск.- 1962, с. 24-29.
30. Герд С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Тр. Карело-Финского отделения ВНИОРХ, 11, т.2. - Петрозаводск. -1946.-с.29-72.
31. Григорьев С. В. Внутренние воды Карелии и их хозяйственное использование. - Петрозаводск. - 1961. - 140 с.

32. Григорьев С. В., Мельянцева В. Г., Александров М. Б. Исторический обзор и состояние изучения водоемов Карелии // Биология внутренних водоемов Прибалтики. - М. - Л. - 1962. - С. 3 - 11.
33. Гумарова М.Р., Стогов И.И., Мовчан Е.А. Зообентос зарослевой литорали малых озер Карельского побережья Белого моря // V научная сессия МБС СПбГУ.С-Пб, 2004.С 24-25.
34. Данилевский Н. Я. Описание рыболовства в Северо-Западных озерах // Исследования о состоянии рыболовства в России. - 1875. - 151 с.
35. Данилевский Н. Я. Отчет экспедиции для исследования рыбных и звериных промыслов на Белом и Ледовитом морях за 1859 год. - СПб. - 1860. - 143 с.
36. Данилевский Н. Я. Рыбные и звериные промыслы на Белом и Ледовитом морях: Общие отчеты и предположения // Исследования о состоянии рыболовства в России. - СПб. - 1862. - 257 с.
37. Долгов Г.И., Никитинский Я.Я. Гидробиологические методы исследования // Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. М., 1927. С. 1-76.
38. Домрачев П. Ф., Правдин И. Ф. Рыбы озера Ильмень и реки Волхов и их хозяйственное значение // Материалы по исследованию реки Волхов и ее Бассейна. вып. 10. - М.
39. Естественные и экономические условия рыбного промысла в Олонецкой губернии. Оцен. стат. отд. Олон. губ. Зем. Управы. - Петрозаводск. - 1915: VII + 303 +136.
40. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М., 1960. 189 с.
41. Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. - М. - 1951. - 506 с.
42. Зограф Н. Ю. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России. Т. 3. N. 2. - 1985. - С. 173 - 191.
43. Иванова М. Б. Зоопланктон гумифицированного озера и его динамика в связи с динамикой биолого - продукционных процессов. - Автореф. канд. дисс. - Л. - 1963. - 19.
44. Иванова М. Б. Планктонные ракообразные // Биол. продуктивность северных озёр. Ч.1. Л. 1975. С. 76 - 90.
45. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л., 1985. 223 с.
46. Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. - Л. - 1985. - 223 с.

47. Иванова М.Б. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможность их использования для определения степени загрязнения рек // Методы биологического анализа пресных вод. - Л., 1976. - С. 68 - 80.
48. Израэль Ю.А, Гасилина Н.К. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля водной среды // Труды Всесоюз. Конференции «Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям». Л., 1981. С.7-15.
49. Кесслер К. Ф. Заметки относительно фауны северных озер России // Тр. Русс. энтомол. о-ва. Т. 3. N. 3. - 1866. - С. 75 - 80.
50. Кесслер К. Ф. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. Прилож. к трудам 1 Съезда Русск. Естествоисп. - СПб. - 1868. - 144 с.
51. Кудерский Л. А. История изучения внутренних водоемов Карелии и прилежащих территорий // Гидробиологические исследования в СССР. - М. - 1985. - С. 1 - 24.
52. Кудерский Л. А. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-Запада европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. Т. 76. - 1971. - С. 113 - 124.
53. Кудерский Л. А. Обзор ихтиологических исследования проведенных на озерах Карелии // Рыбное хозяйство Карелии. N. 8. - 1964. - С. 3 - 10.
54. Кудерский Л. А. Перспективы рыбохозяйственного освоения малых озер Карелии // Проблемы использования промысловых ресурсов Белого моря и внутренних водоемов Карелии. N. 1. - М. - Л. - 1963. - С. 175 - 181.
55. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л. 1970. 744 с.
56. Ламперт К. Жизнь пресных вод. - СПб. - 1900.- 800 с.
57. Лебединцев А. Гидробиология на международных выставках: рыбопромышленной в Санкт-Петербурге (1902 г.) и гидробиологии, рыбоводства и рыболовства в Москве (1903 г.). - СПб. - 1903. - 81 с.
58. Макрушин А.В., Кутикова Л.А. Сравнительная оценка методов Пантле и Букка в модификации Сладечека и Зелинки и Марвана для определения степени загрязнения по зоопланктону. // Методы биологического анализа пресных вод. Л., ЗИН. 1976; С.75-82.
59. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М. - Л. 1964. 326 с.
60. Мануйлова Е. Ф. Влияние дистрофности водоема на фауну Cladocera // Природные ресурсы, история и культура К.- Ф. СССР. - П.Петрозаводск. - 1949. - С. 86 - 93.

61. Мельянцев В. Г. Рыболовство в Карело-Финской ССР // Матер. совещ. по пробл. повыш. рыбн. продуктивн. внутр. водоемов К.- Ф. ССР. - Петрозаводск. - 1949.
62. Мельянцев В. Г. Рыбы Пяозера // Тр. К.- Ф. гос. ун-та. Т. 5. - Петрозаводск. - 1954. - 121 с.
63. Мельянцев В. Г., Смирнов А. Ф., Потапова О. И. Итоги ихтиологического изучения пресноводных водоемов Карельской АССР // Учен. зап. Петрозав. ун-та. Т. 16. N. 4. - 1970. - С. 188 - 193.
64. Озерецковский Н. Я. Путешествие академика Н. Я. Озерецковского по озерам Ладожскому, Онежскому и вокруг Ильменя. изд. 2. - СПб. - 1812. - 559 с.
65. Панина С.Н., Стогов И.А. 2000. Гидробиологическая характеристика малых озер Карельского побережья Белого моря // Вестник СПбГУ. Сер. 3. вып. 2. с. 15-16.
66. Перфильев Б. В. Отчет о возобновлении и деятельности в Карелии Бородинской биологической станции в 1926 году // Тр. Бородинской пресновод. биол. станции. Т. 5. - 1927. - С. 1 - 13.
67. Пименов В. В., Эпштейн Е. М. Русские исследователи Карелии (XIX века). - Петрозаводск. - 1958. - 195 с.
68. Поливанная М. Ф. Зоопланктон некоторых озер бассейна р. Шуи в южной Карелии // Сб. научн. тр. студ. К.- Ф. ГУ. - 1. - 1948. - С. 83.
69. Поляков И. С. Физико-географическое описание юго-восточной части Олонецкой губернии // Зап. Русс. геогр. о-ва по общ. географии. Т. 16. N. 2. - 1886. - С. 1 - 69.
70. Полякова Н.В., Панина С.Н., Стогов И.А. Зоопланктон как элемент биотического баланса малых лесных озер Карелии // Материалы IV научного семинара «Чтения памяти К.Н. Дерюгина». - СПб., 2004. -С.43-51.
71. Попов Е. А., Распопов И. М., Смирнова Н. П., Мокиевский К. А. Изучение Ладожского озера Лабораторией озероведения ЛГУ (1956 - 1962 года). // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. Т. 99. N. 4. - 1967. - С. 276 - 282.
72. Правдин И. Ф. Карельская научно-исследовательская рыбохозяйственная станция и ее работы // Рыбное хозяйство Карелии. N. 1. - 1932. - С. 5 - 38.
73. Правдин И. Ф. Результаты исследований по теме : "Увеличение ценных промысловых рыб во внутренних водоемах Карелии // Науч. сес., посвящ. подведению итогов н.- и. работ Карельск. фил., АН СССР за 1953 - 1954 года. Тез. докл. - Петрозаводск. - 1955. - С. 1 - 4.

74. Правдин И. Ф. Результаты научно-исследовательских работ сектора зоологии и их практическое значение // Научн. сес. Карельск. фил. АН СССР, посвящ. итогам н.- и. работ фил. за 1946 - 1950 года. Тез. докл.- Петрозаводск. - 1951. - 5 с.
75. Пушкарев Н. Н. Рыболовство на Онежском озере. - СПб. - 1900. - 260 с.
76. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем // Под ред. Абакумова В.А.. СПб., Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
77. Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные Т. 3., вып. 3. М.; Л., 1948.
78. Салазкин А. А. Зоопланктон в олиготрофных озерах гумидной зоны Сев.-Зап. части СССР // Гидробиол. ж. - 1971. - 7, N 3. - С. 31 - 37.
79. Салазкин А. А. О некоторых принципах построения классификационной системы водоемов озерного типа // Биол. рес. белого моря и внутр. вод Карелии. 7 сессия уч. совета: Тез. докл. - Петрозаводск. - 1968. - С. 123 - 125.
80. Салазкин А. А. О развитии фауны в гумифицированных водах Тюменской области // Зоол. ж. - 1965. - 44, N 11. - С. 1602-1609.
81. Салазкин А.А. Донная фауна малых гумифицированных озер Карельского перешейка и некоторые особенности ее развития // Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР, том 67.- 1968 б.- с. 17-25.
82. Салазкин А.А. Донная фауна малых озер Карельского перешейка и возможности ее обогащения // Тр. 12 науч. конференции. 1968 а.- с.81-84.
83. Салазкин А.А. О влиянии некоторых факторов на развитие донной фауны в малых озерах Северо-Запада // Тр. 3 Всесоюзного симпозиума по биологии озер.- 1970.- с.119- 212.
84. Салазкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика.- Л.- 1976.- 193 с.
85. Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. Минск, 2004, 125 с.
86. Сидоров Г. П. Биологическая характеристика и продукция рыб оз. Большой Харбей // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. - М. - 1976. - С. 110 - 131.
87. Скорилов А. С. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. Комиссия по исслед. Ладожск. оз. как источника водоснабж. С-Петербурга. - СПб. - 1911. - С. 55 - 75.

88. Слободчиков Б. Я., Шапошникова Г. Х. Научно-промысловые исследования озер бассейна р.Кеми, Нижнего и Среднего Куйто. - Рыбн. хоз. Карелии. - 1933. - С. 18 - 47.
89. Стогов И.А. Продукционные характеристики зоопланктонных сообществ малых озер Карельского побережья Белого моря // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. Л., 1990. 22 с.
90. Стогов И.И. Структура донных ценозов зарослей литорали малых озер Карельского берега Белого моря // ВКР, Архив кафедры Ихтиологии и гидробиологии СПбГУ. СПб., 2005. 48 с.
91. Таранович В. П. Путешествие академика И. И. Лепехина по северу Европейской России в 1771 и 1772 годах // Тр. Ин-та истории науки и техники. N. 4. - 1934. - С. 349 - 364.
92. Финогенова Н.П., Алимов А.Ф. Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 95-106.
93. Фрадкин Н. Г. Академик И. И. Лепехин и его путешествия по России в 1768 - 1773 годах. - М. - 1950. - 214 с.
94. Фрадкин Н. Г. Путешествия И. И. Лепехина, Н. Я. Озерцовского и В. Ф. Зуева. - М. - 1948. - 95 с.
95. Харкевич Н. С. Условия развития фитопланктона в водоемах, богатых гуминовыми веществами. - Автореф. канд. дис. - Петрозаводск. - 1953. - 18 с.
96. Чернов В. К. Флора озер Карелии и пути ее улучшения // Природные ресурсы, история и культура К.- Ф. СССР. - 11. - Петрозаводск. 1949.
97. Чернов В. Н., Чернова Е. П. Флора озер Карелии. - Петрозаводск. - 1949. - 162с.
98. Черновский А. Население дна озер и их продуктивность // Озера Карелии: Пособие для краеведов и рыболовов. - Л. - 1930. - С. 67 - 83.
99. Черновский А.А. Население дна озера и их продуктивность// Озера Карелии.- Л.- 1930.- с 30-57
100. Чертопруд М.В. Модификация метода Пантле-Букка для оценки загрязнения водотоков по качественным показателям макробентоса // Водные ресурсы. 2002. Т. 29. № 3. С. 337-342.
101. Яржинский Ф. Ф. Факты и индукция в пользу теории Ловена. N. 1. - 1875. - С. 26 - 60.
102. Dauvin J.-C. Le benthos, temoin des variations de l'environnement // Oceanis. 1993, V.19, N6. P. 25-33.

103. Durrin B., Paloni B., Donazolo R. Macroinvertebrate communities and sediments as pollution indicators for heavy metals in the river Abige (Italy) // Water. Res. 1988. V.22. P. 1353-1363.
104. Fontoura A.P. Les communatés de macro- invertébrés du bassin hydrographique du eleuve Lima comme indicateurs de la qualite biologique de l'eau // Publ. Inst. zool. Dr. A. Nobre. 1984. N183. 20 p.
105. Henrikson L., Oscarson H. Lime influence on Macroinvertebrate zoolankton predators // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. - 1984. - 61. - 93 -103.
106. Henrikson L., Oscarson H., Stenson J. Development of the crustacean zooplankton community after lime treatment of the fishless lake Gards jon. Sweden // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. - 1984. - 61. - C.104 -114.
107. Hooper F.F. Eutrophication indices and their relation to other indices of ecosystems change // Eutrophication: causes, consequences, correctives. Washington, 1969. P. 225-235.
108. Hrbacek J., Dvorakova M., Korinek V., Prochazkova L. Demonstration of the effect of the fish stocr on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolismm of the whole plankton association // Verh. Intern. Ver. theor. und angev. Limnol. Vol. 14. - 1961. - C. 192 - 195.
109. Jansson M. Experimental Lake fertilization: turnover of Nitrogen and phosphorus in stratified and non-stratified subarctic laces in Nothern Sweden // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. - 1984. - 22, N 2. - C 708 -711.
110. Jarnefelt H. Plancton als Indicator der Trophiegruppen der Seen. - Helsinki. - 1952. - 29 c.
111. Lazzaro X. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding, behaviours, selectivities and impacts // Hydrobiologia. Vol. 146, N 2. - 1987. - C. 97 - 167.
112. Lindholm W. A. Ueber Mollusken aus dem Ladoga See und der Nevabucht. Ежег. Зоол. Музея А.Н. - 1911. - C. 285 - 310.
113. Loven S. Till fragan om ishafsfaunans fordno utsrackning ofver en del at Nordens festland. Overs Rondl. Vet. Acaad. Forh. - 1862. - C. 463 - 468.
114. Mayer F., Ellersieck M.R. Manual of acute toxicity: interpretation and data base for 410 chemical and 66 species of freshwater animals // US Dep. Inter. Fish and Wildlife Serv. Resour. Publ. 1986. N160, IV. 506 pp.
115. McCauley E., Nurdoch W. Cyclic and stable population: plankton as paradigm // Amer. Natur. - 1987. - 129, N 1. - C. 97 - 121.

116. Morgan N. C. Secondary production // The functioning of freshwater ecosystems. IBP. - 1980. - 22. - C. 251 - 285.
117. Nilsson N. A. Consequences of the fish and zooplankton communities // Pert. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. - 1985. - 62. - C. 120 -127.
118. Nyberg P. Impact of Chaoborus predation on planktonic crustacean communities in some acidified and limed forest lakes in Sweden // Pept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. - 1984. - 62. - C. 154 - 166.
119. Petersen C.E. The extent of anthropogenic disturbance on the aquatic assemblages of the east branch of the DuPage River, Illinois, as evaluated using stream arthropods // Trans. Ill. State Acad. Sci. 1994. V.87, N1-2. P. 29-35.
120. Raddum G., Brettum R., Matzow d. et. al. Liming the acid lake Hovvath, Norway: a whole-ecosystem study // Water. Air and Soil Pollut. - 1986. - 31, N 3-4. - C. 721 - 763.
121. Sandoy S., Nilssen J. Cyclopoid copepods in marginal habitats: Abiotic control of population densities in anthropogenic acidic lakes // Arch. Hydrobiol. - 1987. - 76, N 3. -C. 236 - 255.
122. Schulz, R. & Liess, M, 1995. Chronic effects of low insecticide concentrations on freshwater caddisfly larvae. Hydrobiologia, 299: 103-113.
123. Stockner J. Whole-lake fertilization for the enhancement of sockeye salmon (*Oncorhynchus Nerca*) in British Columbia, Canada // Verh. Int. Ver. theor und angew. Limnol. - 1981. - 21. - C. 293 - 299.
124. Strom K. Norwegische Binnenseen // Naturwiss. - 1931. - 19, N 17.
125. Thunmarc S. Uber die Regionale Limnologie von Sudschweden // Arsb. Sverig. geol. Unders. - 1937. - 31. - C. 1 - 160.
126. Tranvik L. Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of different humic content // Microbiol. Ecol. - 1988. - 16, N 3. - C. 311 - 322.

Приложения

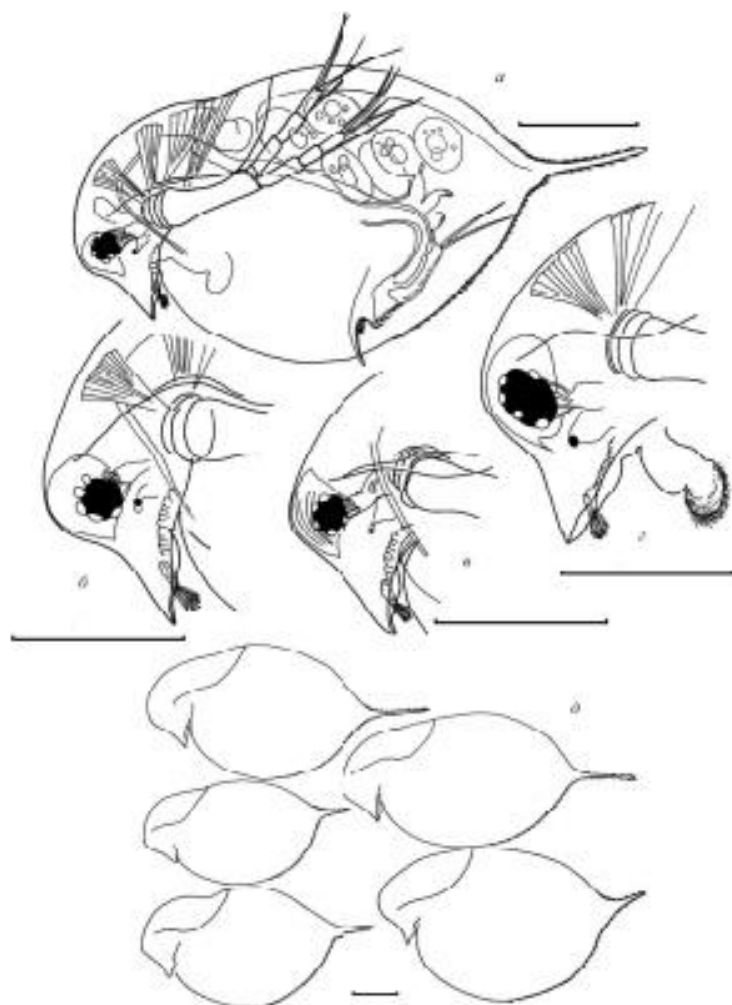


Рис. 1. Форма тела и головы самок *Daphnia curvirostris* из разных популяций.

Масштаб: а-д – 0.5 мм.



Рис 2 и 3. Отбор проб на Луде Медянка